REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 559
Tome 69, nº 32 — Septembre 1962

Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel

von

Luise SCHMEKEL

Zoologische Anstalt der Universität Basel *

Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen

INHALT

* Derzeitige Anschrift: Zoologisches Institut der Universität Köln-Lindenthal, Kerpenerstr. 13.

I. EINLEITUNG

1. Problemstellung.

Das Studium der Vogelontogenese ist seit fast drei Jahrzehnten eines der Hauptarbeitsgebiete der Basler Zoologischen Anstalt. 1935 deutete Portmann das extreme Nestflüchtertum (z. B. der Hühnervögel) als die stammesgeschichtlich ältere Entwicklungsart gegenüber dem evolutiv jüngeren ausgeprägten Nesthockertum der Sperlingsvögel. Zahlreiche, vor allem neuromorphologische Untersuchungen bestätigten und erweiterten inzwischen seine Sicht. Sie bilden die Grundlage für den Versuch, durch immer vertiefteres Studium der Ontogenese die verwandtschaftlichen Beziehungen der Vogelgruppen abzuklären, insbesondere der Typen, die nicht zu den höchst- bzw. niedrigstevoluierten Gruppen zählen und deren systematische Einordnung nach morphologischen Merkmalen der Adultform unklar bleibt.

Besondere Bedeutung kommt bei solchen Bemühungen den transitorischen Erscheinungen zu — also Bildungen, die nur bei den höchstevoluierten Gruppen während eines ganz bestimmten Entwicklungsabschnittes auftreten. Die Entscheidung, welche Organe und Funktionen als transitorisch anzusprechen sind, ist in einigen Fällen leicht zu treffen, in anderen erst bei sehr genauer Kenntnis eines breiten Vergleichsmaterials. Im Verlaufe dieser Untersuchungen erweckte die Entwicklung des Blutsystems und der blutbildenden Organe zunehmende Aufmerksamkeit. Sie wuchs,

als Sandreuter (1948) bei *Sturnus* eine kurze vorübergehende Periode roter Blutbildung in Milz und Leber beobachtete — eine solche bei *Gallus* jedoch nicht feststellen konnte. Das war für uns Anlass zu fragen:

> Ist die beim Staren nachgewiesene hepato-spleniale Erythropoiese eine Besonderheit der Sperlingsvögel ?
>
> Ist sie durch die kurze Brutzeit dieser Gruppe bedingt und bei allen Vögeln mit kurzer Brutzeit vorhanden ?
>
> Oder deutet sie auf eine bisher unbekannte, von der Dauer der Brutzeit unabhängige, transitorische Leistung ?

Zur Klärung dieser Fragen wird in der vorliegenden Arbeit der Vergleich von Formen versucht, die entweder bei möglichst ähnlichem Ontogenesemodus sehr verschiedene Brutzeiten besitzen (z. B. Alpensegler und Haussperling) oder bei gleicher Brutdauer möglichst verschiedenen Entwicklungstypen angehören (z. B. Alpensegler und Haushuhn).

Frühembryonal ist der Dottersack das wichtigste hämopoietische Organ der Vögel — in der zweiten Hälfte der Brutzeit und nach dem Schlüpfen ist es das Knochenmark. Die Zeit zwischen ausklingender Dottersack- und einsetzender Knochenmarksblutbildung kann, wie die Sandreuterschen Ergebnisse für den Staren zeigen, durch eine hepatospleniale Erythropoiesephase überbrückt werden. Die vergleichende Untersuchung von Dottersack, Milz, Leber und Knochenmark ist also entscheidend zur Lösung der Frage nach den Leistungen und dem Zusammenspiel des erythropoietischen Systems. Da das Ziel unserer Arbeit ein vergleichender Beitrag zu einem allgemeinen Problem der Ontogenese ist, konnte nicht die ganze Blutbildung Gegenstand der Untersuchung sein. Die Betonung liegt daher im Folgenden auf der Darstellung der Erythropoiese. Granulopoiese ist ausser in den genannten vier Organen, in der Bursa Fabricii, in Thymus, Coeca und weit verstreut im Körpermesenchym anzutreffen. In Leber und Milz konzentriert sie sich mehr oder weniger im perivasculären Bindegewebe der grösseren Gefässe. Das bedeutet, dass eine angenäherte Erfassung der Granulopoiese neben der Untersuchung all dieser Organe sehr gleichmässige Schnittserien der ganzen Embryonen erfordern würde. Die auf keinerlei zellmorphologische Unterschei-

dungen eingehenden Beobachtungen zur Granulopoiese sind daher nur als Nebenresultate zu betrachten, die ihres fragmentarischen Charakters wegen in Diskussion und Zusammenfassung nicht erwähnt werden.

In der Literatur fanden sich nur wenige für meine Zwecke verwertbare Ergebnisse. Die meisten Autoren beschäftigen sich mit der Entwicklung der Blutzellen und des Blutbildes, nicht aber mit Entwicklung und Funktion der blutbildenden Organe. Geschieht das letztere, so bleibt trotzdem der Vergleich mit den eigenen Beobachtungen schwierig. Methodisch laufen diese Arbeiten auf den Vergleich von Schnitten durch Leber, Milz, Knochenmark und Dottersack hinaus. Der Beobachter muss neben Dichte, Alter und Mitosenzahl der Blutzellen stets die Vascularisation, ferner die absolute und relative (in Bezug auf das Totalkörpergewicht) Grösse des untersuchten Organs berücksichtigen. Volumen und Zellbild ändern sich in dem entscheidenden Zeitraum erheblich und in von Art zu Art verschiedener Weise. Das vereitelt eine einwandfreie und zweckvolle statistische Auswertung und erklärt die sich stark widersprechenden Aussagen einzelner Autoren. Dies sei nur an einem Beispiel erläutert:

Dantschakoff (1916) bestreitet auf Grund sehr eingehender Untersuchungen an *Gallus* und *Tropidonotus* (*Natrix natrix*, Ringelnatter) die erythropoietische Funktion von Milz und Leber dieser Tiere. Haff (1914) dagegen betont zwei deutlich getrennte Phasen roter Blutbildung in der Hühnerleber. Sandreuter (1948) bestätigt die Beobachtungen von Haff, macht allerdings deutlich, wie ausserordentlich gering die Leberblutbildung des Huhnes im Vergleich zu derjenigen des Staren ist. Eigene Untersuchungen zeigten mir nicht nur, wie klein die Zahl unreifer Erythrocyten in der Leber beim Huhn im Verhältnis zu der des Staren ist, sondern auch, dass ihnen für die Blutbildung des Huhnes, wenn seine gleichzeitige Dottersack- und Knochenmarkserythropoiese berücksichtigt wird, praktisch keine Bedeutung zukommt. Es kann nicht einmal entschieden werden, wieweit es sich dabei um in die Leber eingeschwemmte unreife Blutzellen handelt. Eine eigentliche erythropoietische Funktion der Leber liegt — und darin schliesse ich mich Dantschakoff an — beim Huhn nicht vor. Die Dantschakoffsche Aussage, dass hepato-spleniale Erythropoiese bei *Tropidonotus* fehlt, bezweifle ich nach den eigenen, bestätigenden Befunden an *Lacerta*

nicht. Zwischen dem 16. und 20. Entwicklungstag (ab Eiablage gerechnet) wird die Blutbildung im Dottersack der Ringelnatter unmittelbar durch die des Knochenmarkes abgelöst. (Dantschakoff 1916).

Unsere Untersuchung konzentriert sich also auf die allgemeine Prüfung des erythropoietischen Zusammenspiels von Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark bei Nesthockern und Nestflüchtern mit unterschiedlicher Brutdauer. Bei einem Reptil suchten wir Einblick in die Primitivverhältnisse des Blutbildungsmodus der Sauropsiden zu erhalten.

Ohne die freundliche Hilfe vieler hätte diese Arbeit nicht entstehen können.

Herr Prof. Dr. A. Portmann gab die Anregung zu der Fragestellung. Mit Rat, Unterstützung und wertvoller Kritik stets bereit überliess er die Gestaltung und Entwicklung des Themas ganz mir selbst. Für die Möglichkeit zu solch freier Arbeit und die Freude, die daraus entsprang, danke ich meinem verehrten Lehrer von Herzen.

Ein Teil des Vogelmaterials stammt aus Schleswig-Holstein. Die dortige Tätigkeit wurde durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. W. Herre ermöglicht. Er stellte mir in den Sommermonaten 1959 und 1960 einen Arbeitsplatz am Institut für Haustierkunde in Kiel zur Verfügung. Herr Dr. Meunier, Herr Dr. König und Herr P. Kuhlemann standen mir mit viel gutem Rat beiseite. Auf Gut Emkendorf (Holst.) durfte ich dank der Liebenswürdigkeit der Familie Dr. C. Heinrich Material sammeln. Allen Helfern dort, — Herrn Revierförster Rüge in Wittenborn (Holst.) und Herrn Tierwärter Feuz in Basel sei für ihre Mühe und praktische Unterstützung sehr gedankt. Herr Arn in Solothurn, Frl. M. Neff, Frl. A. Kress, Frl. Y. Kunz und Herr Dr. P. Fioroni in Basel halfen auf vielfältige Weise. Ihnen — und nicht zuletzt meinen Eltern und ihrer grossen Geduld — gilt mein herzlicher Dank.

2. Material und Methode

Eine Übersicht über das verwendete Material vermittelt umstehende Liste.

Bei Alpensegler, Möwe, Taube und bei allen Passeres handelt es sich um vollkommen normal von den Eltervögeln im Freien bebrütete Eier und gefütterte Jungtiere. Embryonen und Nestlinge, die ein wesentlich von der Norm abweichendes Gewicht oder Grösse hatten — oder krank erschienen, wurden nicht verwendet. Gleichaltrige Stadien einer Species stammen stets

Art	Anzahl	Alter *	Schlüpftag	Herkunft
Nestflüchter:				
Lacerta muralis	18	1e—31e	32e	Tessin
Gallus domesticus	33	2e— 6p	21e	Basel
Hausgans	6	18e—26e	30e	Basel
Hausente	16	13e— 2p	28e	Basel
Anas platyrhynchos . . .	4	21e— S	28e	Basel
Larus ridibundus	17	15e— 7p	22e	Holstein
Nesthocker:				
Melopsittacus undulatus .	20	10e— 8p	18e	Basel
Columba livia	29	6e— 7p	17e	Basel
Apus melba	20	10e—10p	20e	Solothurn
Passer montanus	20	9e— 7p	11e	Holstein
Passer domesticus . . .	19	8e— 4p	12e	Holstein
Sturnus vulgaris	16	S — 8p	13e	Holstein
Turdus merula	6	S — 4p	14e	Holstein
Turdus philomelos . . .	10	S — 6p	14e	Holstein
Hirundo rustica	24	8e— 6p	13e	Holstein

* e = Embryonaltag
p = Postembryonaltag
S = Schlüpftag

aus verschiedenen Nestern. Die Datierung erfolgte durch tägliche Nestkontrolle ab Ablagetag des ersten Eies bzw. Bebrütungsbeginn oder ab Schlüpftag. Der erste Embryonaltag (abgekürzt: 1. eT) ist der auf den Bebrütungsbeginn, der erste Postembryonaltag (abgekürzt: 1. peT) der auf den Schlüpftag (abgekürzt: S) folgende Tag. Also zum Beispiel

Rauchschwalbe 13. eT = Schlüpftag
14. Entwicklungstag = 1. peT

Das Taubenmaterial stammt von den in Basel verwilderten Haustauben, die Wellensittiche aus der Zucht der Basler Zoologischen Anstalt und des Tierparkes „Lange Erlen" in Basel. Ente, Huhn und Gans wurden im Brutschrank ausgebrütet. Die Eier stammen von verschiedenen Rassen aus dem Tierpark „Lange Erlen". Die Mauereidechse wurde gewählt, weil sie als Reptil mit Extremitäten den Vergleich mit dem Femurmark der Vögel zulässt. Trächtige Eidechsenweibchen wurden vom Schlangenpark Maggia im Tessin besorgt, ihre Eier bei 32° C im Brutschrank ausgebrütet.

Es ist entscheidend wichtig, die blutbildenden Gewebe sehr

schnell und frisch zu fixieren. Nur wenn dies geschieht, solange die Organe noch körperwarm sind und sich keinerlei Blutgerinnsel oder -zusammenlagerungen gebildet haben, erhält man brauchbare Präparate.

Embryonen, die jünger als 10 Tage waren, wurden als ganze fixiert. Bei allen älteren Tieren präparierte ich Leber, Milz und Femur (teilweise zusätzlich Tibia und Humerus) heraus und fixierte sie ganz oder stückweise. Vorteilhaft erwies es sich, den Dottersack durch Schwenken in 0,8% NaCl von anhaftendem Dotter zu reinigen und stückweise (vom 3. bis 8. peT total) zu fixieren.

Fixierung: *Helly*, Modifikation *Maximow*. In 10% Alkoholstufen heraufführen. Einbetten in *Merck*' sches Paraffin. Schnittdicke 4μ bis 7μ, Färbung: *Giemsa*, *May-Grünwald-Giemsa*, beides auch kombiniert mit *Hämalaun*.

Von den total fixierten Tieren fertigte ich regelmässige Schnittserien im Abstand von 10μ an. Die Leber wurde ohne bestimmte Orientierung, die Milz überwiegend quer, der Femur längsgeschnitten. Zum Entkalken diente, wenn nötig, Trichloressigsäure.

3. Kurze Charakteristik der roten Blutzellen

In der Arbeit von Sandreuter wird die Genese roter und granulierter Blutzellen sehr genau dargestellt, auch werden ausführliche Daten über das rote Blutbild adulter Hühner- und Sperlingsvögel gegeben. Ich verweise daher für alle hämatologischen Einzelheiten auf die Sandreuterschen Untersuchungen und beschreibe hier lediglich in grossen Zügen die wichtigsten, bei allen untersuchten Vögeln gleichartigen Entwicklungsstadien roter Blutzellen. Die Beschreibung erfolgt in Anlehnung an Dantschakoff, Maximow, Undritz und Sandreuter. Alle Fragen des Zellursprungs bleiben unberücksichtigt.

I) Primitive Blutzellen:

Morphologisch identisch mit Hämoblasten. Entstehen aus Blutinselzellen. Stark basophiles Protoplasma. In ihren frühen Stadien ausgeprägt amöboid, wobei die Kerngestalt sich der augenblicklichen Zellform anpasst. Kern hell mit ein bis zwei Nukleoli. In älteren Zellen wird der Kern deutlich nierenförmig mit Sphäre. (Abb. 1 a)

II) Primitive Reihe:

1) *Primitive Erythroblasten:* Grösser als primitive Blutzellen, mit breiterem und weniger basophilem Plasmasaum. Der runde Kern mit deutlichem Nukleolus liegt häufig exzentrisch. Die Zellen haben runden bis breitovalen Umriss. (Abb. 1 b)

2) *Primitive Erythrocyten:* Kern mit Nukleoli kleiner als bei den primitiven Erythroblasten, häufig pyknotisch. Breitovale Zellen mit grossem Protoplasmaanteil. (Abb. 1 c)

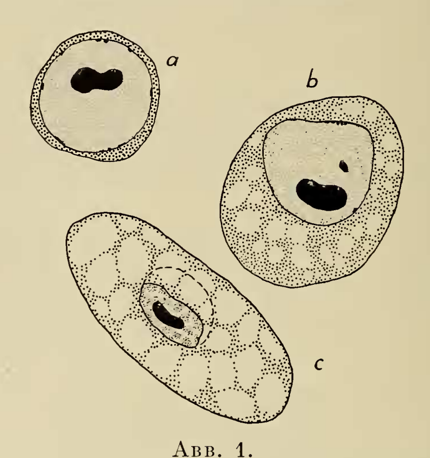


ABB. 1.
a) Primitive Blutzelle. *b*) Primitiver Erythroblast.
c) Primitiver Erythrocyt.

III) Definitive Reihe:

1) *Hämoblasten = Hämocytoblasten* (vielfach als grosser Lymphocyt bezeichnet): Amöboid. Schmaler, stark basophiler Protoplasmasaum mit Vakuolen. Sehr grosser, heller Kern mit ein bis zwei Nukleoli. (Abb. 2 a)

2) *Proerythroblasten:* Amöboid. Schmaler, basophiler Plasmaring. Runder, grosser Kern, fast immer ohne Nukleoli, mit verstreuten, feinscholligen Chromatinverdichtungen (Abb. 2 b)

3) *Erythroblasten:* Amöboid. Wenn frei im Blute schwimmend von breitovalem Umriss. Kleiner als Proerythroblasten. Mit zunehmender Reife steigt der Anteil des Protoplasmas. Es wird hämoglobinhaltig und eosinophiler — während der Kern basophiler und kleiner wird, mit unregelmässigen, groben Chromatinschollen. (Abb. 2 c)

4) *Proerythrocyten:* Schwach amöboid. Wenn frei im Blute schwimmend stumpfovaler Umriss. Polychromatisches Protoplasma. Ovaler Kern, dessen Chromatinschollen in lockerem, unregelmässigem Schachbrettmuster angeordnet sind. (Abb. 2 d)

5) *Erythrocyten:* Meist frei im Blute schwimmend. Schmalere und langgestrecktere Form als Proerythrocyten. Chromatinschollen im Kern sehr dicht liegend. Protoplasma der reifen Zellen rein eosinophil. (Abb. 2 e)

In den Zeichnungen des Dottersackes sind Proerythroblasten und Erythroblasten, sowie Proerythrocyten und Erythrocyten jeweils zu einer, durch das gleiche Symbol dargestellten Gruppe zusammengefasst. Ein weiteres (drittes) Zeichen steht für die Hämoblasten, ein viertes für alle Granulocyten — gleich welchen Alters. (Vergl. Abb. 2)

II. DIE ERYTHROPOIESE IN DOTTERSACK, LEBER, MILZ UND KNOCHENMARK

A) Nestflüchter

Lacerta muralis (Mauereidechse).

Brutzeit: 32 Tage bei 30° C.

Die Eier der Mauereidechse werden in einem fortgeschritteneren Entwicklungsstadium abgelegt als die der Vögel. Am Ablagetag der Eier erinnert das Blutbild an das des Hühnchens vom dritten Bebrütungstag (was auch für die Gestaltung des Embryos gilt: sekundäre Augenblase mit Retina und

Abb. 2.
Definitive Blutzellen.
a) Hämoblast, *b*) Proerythroblast, *c*) Erythroblast, *d*) Erythrocyt.
Symbole vgl. oben

Pigmentbecher angelegt). Die Kapillaren des Dottersackes und des Fötus enthalten primitive Blutzellen (morphologisch identisch mit Hämoblasten) und primitive Erythrocyten. Der Kern der letzteren liegt wie beim Hühnchen leicht exzentrisch, ist oft eingeschnürt oder eingedellt und besitzt zwei deutliche Nukleoli.

Am 4. Bruttag sind die primitiven Erythrocyten aus dem Blutbild verschwunden — das Körperblut besteht jetzt hauptsächlich aus Proerythrocyten. Einige Dotterkapillaren sind leicht in den Dotter eingesunken und dicht erfüllt von wandständigen Hämoblasten, Proerythroblasten und wenigen zentral liegenden Erythroblasten. Zellen mit Stäbchengranula lassen sich perivasculär (sehr selten intravasculär) im Dottersack beobachten, aber nicht im Gewebe des Embryos selbst. Sie haben etwa die Grösse von Proerythrocyten, ihr Kern ist vielgestaltig und stark segmentiert.

Am 8. Bruttag reifen in allen Kapillaren und Gefässen Proerythrocyten aus. Kleine Erythropoieseherde, bestehend aus Hämoblasten und Proerythroblasten finden sich — auf kein Organ besonders beschränkt — im ganzen Körper verstreut. Wesentliche Bedeutung kommt aber nur der Erythropoiese in den wenig eingesunkenen Dotterkapillaren zu.

Sie beschränkt sich am 10. Bruttag auf die embryonahen Dottergefässe. In den kaum eingesunkenen ferneren Gefässen befinden sich fast nur Proerythrocyten und Erythrocyten. Reine Hämoblastennester stellen wir im Kopfe fest. Im Körperblut kommen neben reifen Erythrocyten viele Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten vor, wobei in Gefässen mit schwacher Zirkulation die jüngeren Formen stets in Wandnähe, die reifen im Lumen liegen. Intra- und extraembryonal lassen sich zwei Granulocytenformen unterscheiden, die ich jedoch nicht als zwei grundsätzlich verschiedene Zellarten ansprechen würde:

a) In Geweben und Gefässen des Embryos: Zellen mit sehr hellem Protoplasma und chromatinarmem, segmentiertem Kern — polymorphen, dunkelroten, meist wenigen Granula.

b) Im Dottersack, perivasculär: entsprechende Zellen wie *a)*, aber mit viel zahlreicheren, deutlich stumpf-spindelförmigen Granula.

Am 10. Bruttag treten neben dem Dottersack keine anderen Organe als ausgesprochen blutbildend hervor. Die Extremitätenknochen, Wirbel etc. sind als knorpelige Anlagen vorhanden.

In der Diaphyse des Femurs beginnt um den 15. Bruttag die Markhöhlenbildung und Anlage des primären Marks. Dieses wandelt sich bis zum 18. Bruttag in sehr lockeres, aber voll erythropoietisch tätiges rotes Mark um. Die Granulopoiese setzt erst am 20. Bruttag voll ein.

Das Erythropoiesebild im Dottersack bleibt vom 10. bis 18. Bruttag konstant (Abb. 3). Ein Teil der Dotterkapillaren — meist die dem Embryo naheliegenden — ist dicht vollgestopft mit Hämoblasten und ihren Folgestadien, während in anderen Kapillaren polychromatische Erythrocyten überwiegen. Vom 18. bis 21. Bruttag sinkt die Zahl der Hämoblasten, die Erythropoiese der späteren Entwicklungsstadien bleibt gleich stark. Sie geht am 22. Bruttag ebenfalls zurück (Abb. 4). Von jetzt bis zum 31. Bruttag fehlen Hämoblasten und rote Bildungsstadien vollkommen (Abb. 5). Die auch bis dahin nur schwache Granulopoiese im perivasculären Bindegewebe klingt am 21. Bruttag ab. Reife Granulocyten lassen sich bis zum 31. Bruttag in konstanter Zahl beobachten.

In der Leber werden vom Eiablagetag bis zum 31. Bruttag keine roten Blutzellen gebildet. Bei einzelnen Tieren finden sich winzige, ganz unbedeutende Granulopoiesenester. Während des zweiten Teiles der Embryonalzeit ist das Leberparenchym ausserordentlich stark vakuolisiert, sehr dicht und nur von wenigen Gefässen und Kapillaren durchzogen.

Wie in der Leber, so beobachtete ich auch in der Milz keine Erythropoiese und nur geringe Granulopoiese. Das Organ besteht bis zum 24. Bruttag aus lockerem, undifferenziertem Mesenchym, das sehr reich von reifen Blutzellen und ihren Abbaustadien infiltriert wird. Am 27. Bruttag haben sich rote und weisse Pulpa zu jeweils dichtem, charakteristischem Gewebe ausgebildet.

Gallus domesticus (Haushuhn).

Brutzeit: 21 Tage. Weisses Leghorn.

Die Blutbildung bei Gallus wurde seit der grundlegenden Studie von Dantschakoff (1908) häufig untersucht. Viele hämatologische Einzelheiten finden sich bei Sandreuter (1948). Beide Arbeiten

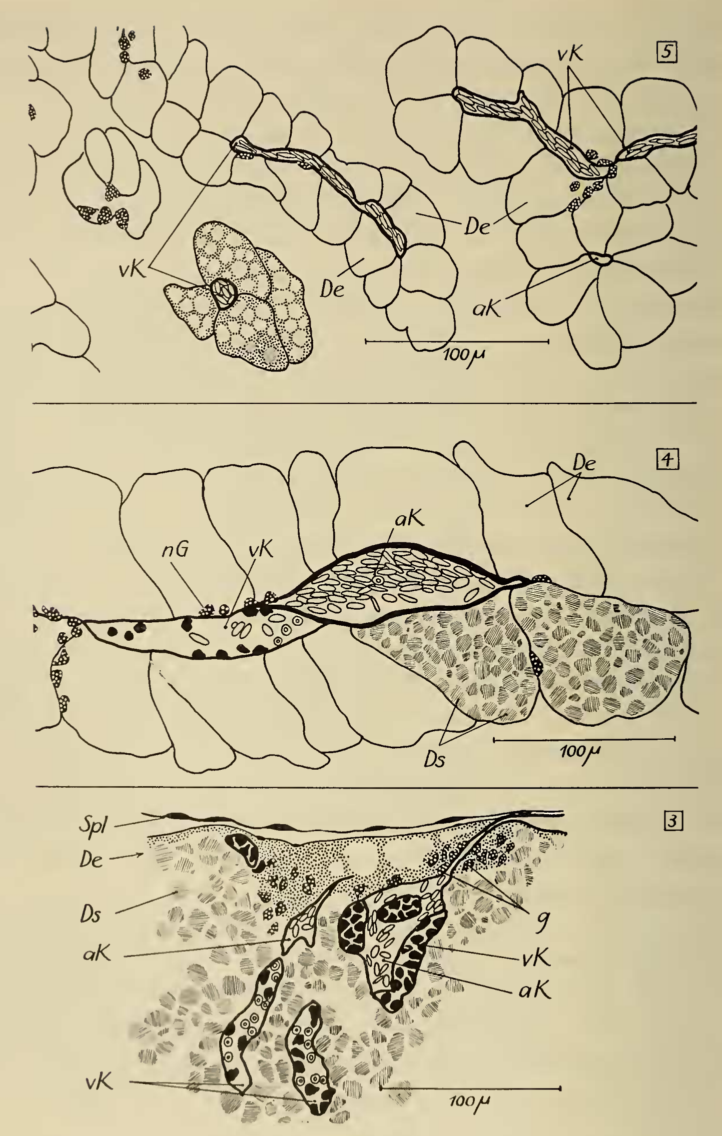


Abb. 3.
Zotten aus dem Dottersack von *Lacerta muralis*, 15. Ablagetag.

Abb. 4.
Zotte aus dem Dottersack von *Lacerta muralis*, 22. Ablagetag.

Abb. 5.
Dottersack, *Lacerta muralis*. Zellwände der Dotterentodermzellen sind in diesem Alter nicht mehr zu erkennen. 27. Ablagetag.

enthalten reiches Bildmaterial. Ich verzichte daher bei der folgenden Beschreibung, die lediglich zum Vergleich mit den Befunden bei den übrigen Vögeln geschieht, auf jede Illustration.

Dottersack:

Am 6. eT sind bereits viele arterielle Kapillaren in den Dotter eingesunken. Hämoblasten und Entwicklungstadien der definitiven Erythroblasten füllen dicht die über den Arterien liegenden venösen Kapillaren. Aussen an den Kapillarendothelien liegen neutrophile Myeloblasten. Diese intravasculäre Erythro- und extravasculäre Granulopoiese — in den venösen und an den arteriellen Kapillaren— dauert bis ans Ende der Embryonalzeit und erreicht um den 11. eT ihren Höhepunkt. Am 15. eT umspinnt ein dichtes, venöses Kapillarnetz die tief in den Dotter eingesunkenen Arterien. In den Venensinus bilden bis zum 18. eT zahlreiche wandständige Hämoblasten eine dichte, gleichmässige Schicht — dann folgen zum Lumen hin Proerythroblasten und Erythroblasten — und im Zentrum schliesslich liegen Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten. Die Zellen drängen sich meist so dicht aneinander, dass ihre Form durch ihre augenblickliche Lage bestimmt wird. Am 19. eT sind die meisten Arterien leer, die Venen kollabiert und ihre Endothelien verklebt. Die wenigen grösseren, intakten Gefässe enthalten fast ausschliesslich reife Erythrocyten. Kollabierte Kapillaren mit verquollenen Endothelien charakterisieren das Dottersackbild von jetzt bis zum 5. peT.

Leber:

Am 8. eT besteht die Leber aus kleinzelligem, reich vakuolisiertem Parenchym. Die zu dieser Zeit beobachtete leichte Erhöhung der Hämoblasten — besonders von Haff (1914) betont — ist keine Eigentümlichkeit der Leber. sondern in den meisten Organen festzustellen. Das Leberparenchym wird zum 10. eT hin etwas dichter, sonst bleibt das Bild gleich. Gallenkanälchen und Leberarterien treten am 13. Embryonaltag auf. Zwei Tage später kommt im perivasculären Bindegewebe der grösseren Gefässe vereinzelte neutrophile Myelocytenpoiese vor. Vermehrte Granulopoiese aller Stadien tritt am 19. eT auf. Inzwischen ist das Parenchym sehr dicht geworden. Es enthält viele Vakuolen und die Zellgrenzen sind unscharf. Die Granulopoiese klingt am Schlüpftag fast ganz ab.

Vom 1. bis 5. peT entstehen in der Leber weder rote noch weisse Blutzellen.

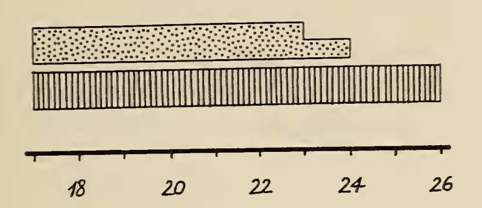
Milz:

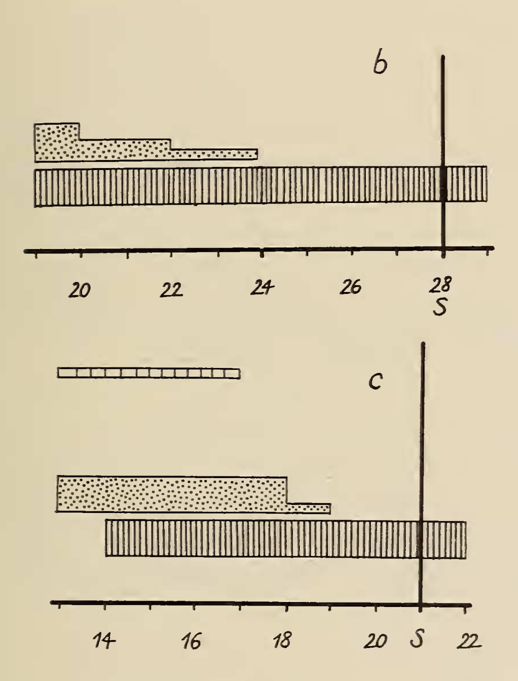
Die Milz besteht am 11. eT aus homogenem Mesenchym, dessen Zellen grosse, vielgestaltige Kerne ohne Nukleoli und dessen Kapillaren anscheinend keine geschlossenen Endothelien besitzen. Am 13. eT lassen sich rote und weisse Pulpa als lockeres (rote P.) und dichtes (weisse P.) Retikulum unterscheiden. Das Blutbild wird am 11. eT durch neutro- und eosinophile Promyelocyten und reife Neutrophile bestimmt — ferner durch vielfach mitotische Hämoblasten einige Proerythroblasten und reife rote Zellen, — also durch frühe und späte Erythro- und Granulopoiesestadien. Die Granulopoiese wächst an den folgenden Tagen ständig, die Zahl der Hämoblasten nimmt ab, und zwar markant vom 17. zum 19. eT. Am 17. eT sind gleichfalls zum letzten Mal kleine Erythropoieseherde anzutreffen, deren Zahl und Grösse allerdings auch vom 13. bis 17. eT vollkommen unbedeutend ist.

Femur:

Der Beginn der Markhöhlenbildung fällt in Tibia, Humerus und Femur auf den 8./9. Bebrütungstag (Dantschakoff 1908). Aus der Kambiumschicht des Periost dringen Mesenchymzellen und Gefässe durch die von Osteoclasten geschaffene Öffnung im perichondralen Knochen gegen den mehr oder minder verkalkten Diaphysenknorpel vor und bauen ihn ab — so dass inmitten der Diaphyse eine sich vergrössernde, nischenreiche Höhle entsteht: der primäre oder primordiale Markraum. Er enthält vom 11. bis 13. eT das sogenannte primäre Mark, ein lockeres, gefässreiches Mesenchym mit knorpelzerstörender und knochenbildender Funktion. Zwischen seinen verzweigten Bindegewebszellen liegen extravasculär viele reife Neutrophile. Intravasculär beobachten wir Körperblut, angereichert mit Hämoblasten und reifen Granulocyten. Erythroblasten und ihre Folgestadien, sowie Myelocyten fehlen vollkommen.

Mit intensiven Hämoblastenmitosen — intravasculärer Erythro- und extravasculärer Granulopoiese — beginnt um den 14. eT die Umwandlung zu rotem blutbildendem Mark und damit die adulte Funktionsweise.





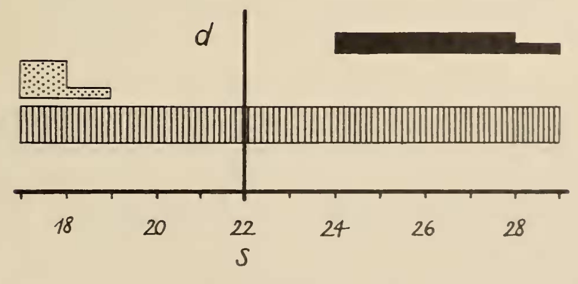


Tabelle I:

a) *Anser*, b) *Anas*, c) *Gallus*, d) *Larus*.

(Zur Legende der Tabellen s. Abkürzungen)

Anas platyrhynchos (Stockente), Hausente und Hausgans.

Brutzeit: *Anas* 28 Tage, *Anser* 30 Tage.

Die Ergebnisse für die Wild- und für die Hausente weichen nicht voneinander ab. Sie werden daher gemeinsam dargestellt und zum Schluss mit den Beobachtungen an der Hausgans verglichen.

Dottersack:

Hämoblasten und späte rote Entwicklungsstadien bestimmen das Blutbild des 20. eT (Abb. 6). Die ersten Kapillaren kollabieren am 21. eT. Am folgenden Tag lassen sich neben vielen leeren und zusammengefallenen Kapillaren andere beobachten, in denen dicht rote Blutzellen jeden Alters lagern. Letztere schwinden bis zum 24. eT ganz (Abb. 7). Von jetzt bis zum ersten Postembryonaltag finden sich nur noch leere, zusammengefallene und verklebte Kapillaren. Die Endothelien der arteriellen Gefässe verquellen am 1. peT (Abb. 8). Spärliche kleine Granulopoiesenester werden bis zum 20. eT. festgestellt, später nicht mehr.

Leber:

Vom 13. bis 22. eT besteht die Leber aus dichtem Parenchym, dessen Zellen undeutliche Grenzen und kaum vakuolisiertes Protoplasma besitzen. Nach dem 22. eT nehmen die Plasmavakuolen rasch an Zahl und Grösse zu. Erythropoiese kommt, vom 13. eT bis zum 1. peT in ganz geringem, für die gesamte Hämopoiese völlig bedeutungslosem Ausmass vor. Ob die am 22. eT beobachtete leichte Hämoblastenerhöhung für die Leber oder das allgemeine Blutbild dieses Alters bezeichnend ist, kann nicht entschieden werden. Vom 18. eT bis zum 1. peT finden sich kleine, unbedeutende Granulopoiesenester im perivasculären Bindegewebe.

Milz:

Am 17. eT sind rote und weisse Pulpa ausgebildet. Von dieser Zeit bis zum ersten Postembryonaltag lässt sich keine Erythropoiese nachweisen, es sei denn, man bezeichne die wenigen, vereinzelten Erythroblasten und Proerythrocyten als solche.

Granulierte Zellen entstehen vom 17. eT bis zum 1. peT um die Gefässe und grösseren Sinus.

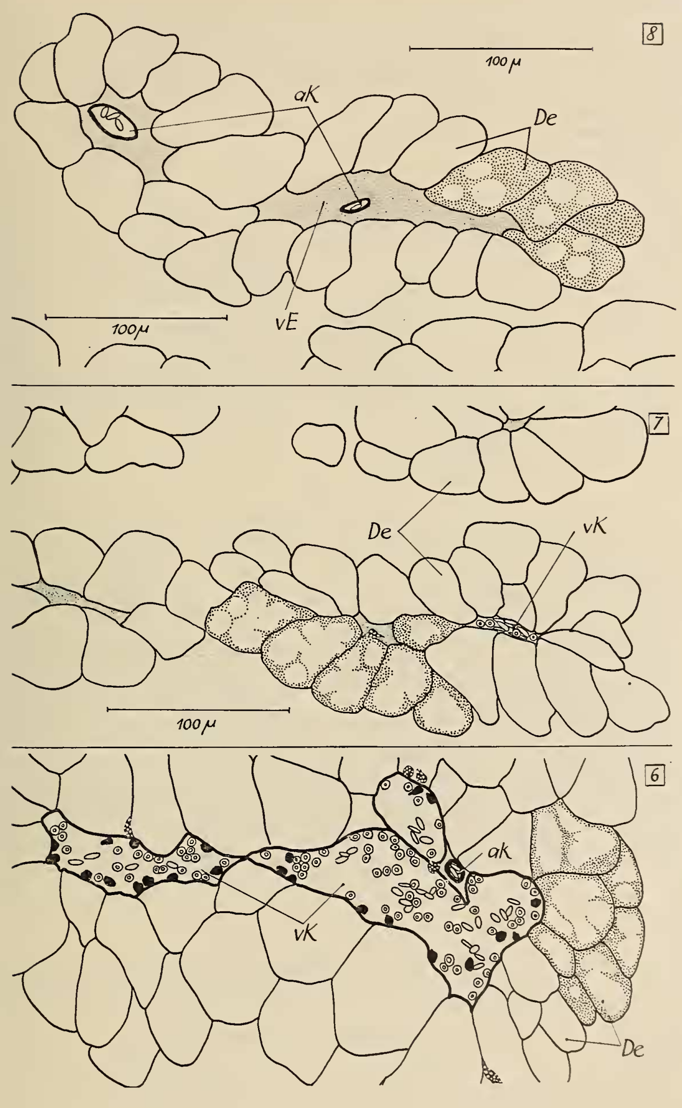


ABB. 6.
Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 18. Embryonaltag.

ABB. 7.
Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 24. Embryonaltag.

ABB. 8.
Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 1. Postembryonaltag.

Femur:

Am 13. eT wird im Zentrum der Diaphyse die Markhöhle mit vorerst noch sehr lockerem primären Mark angelegt. (Femurpräparate vom 14. bis 16. eT fehlen). Am 17. eT finden wir voll tätiges, rotes Mark.

Ergänzend zu *Anas* wurde die Hämopoiese der *Anseres* bei 6 Hausgänsen zwischen dem 18. und 26. eT untersucht. In diesem Zeitraum endet am 24. eT die Dottersackerythropoiese. Die Granulopoiese ist im Dottersack, wie auch in der Leber, in der untersuchten Zeit minimal. Erythropoiese fehlt in der Leber ganz, findet sich aber eindeutig, wenn auch in geringer Menge, vom 18. bis 22. eT in der Milz. Das Femurmark ist am 18. eT voll erythro- und granulopoietisch tätig.

Larus ridibundus (Lachmöwe).

Brutzeit: 22 Tage.

Dottersack:

Die Erythropoiese dauert in den venösen Kapillaren der Dottersackzotten bis zum 18. eT. Vom folgenden Tag an kollabieren die Kapillaren. Zwar finden sich noch bis zum 1. peT einzelne intravasculäre Hämoblasten und Hämoblastennester sowie Nester von roten Entwicklungsstadien. Doch kommt ihnen keine Bedeutung für die allgemeine Hämopoiese mehr zu. Häufig hat es den Anschein, als würden diese restlichen Zellen in den Zotten selbst zerstört und resorbiert.

Vom 2. peT an verquellen die Kapillarendothelien und schrumpfen die Entodermzellen.

Die extravasculäre Granulopoiese dauert bis zum ersten Postembryonaltag.

Leber:

Vom 15. bis 17. eT besteht die Leber aus lockerem, gefässreichem Parenchym. Die Leberzellen sind deutlich gegeneinander abgegrenzt, ihr Protoplasma ist mässig vakuolisiert. Die Kapillaren enthalten reichlich Blutzellen: meist fast reife Erythrocyten — nur ganz selten Hämoblasten — viele Phagozyten.

Zum Schlüpftag hin wird das Parenchym dicht, die Zellgrenzen undeutlich, das Protoplasma stark vakuolisiert. Vom Schlüpftag bis zum 2. peT finden sich immer häufiger Hämoblasten — doch

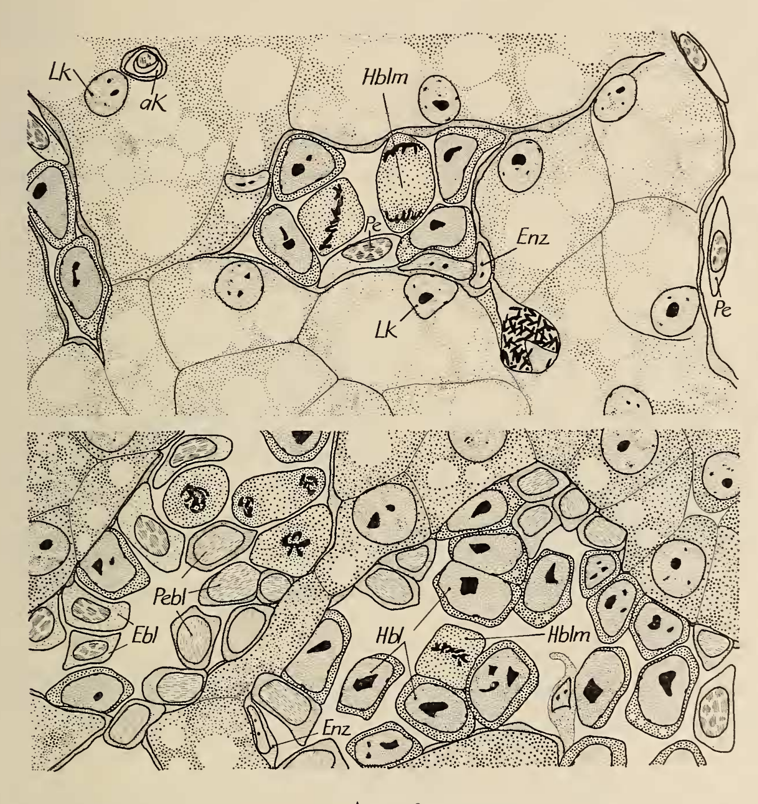


Abb. 9.
Larus, 2. Postembryonaltag.
Leberparenchym mit zwei venösen Sinusoiden, die Hämoblasten und Hämoblastenmitosen enthalten.

Abb. 10. (unten)
Passer montanus, 1. Postembryonaltag.
Leberparenchym mit venösen Sinusoiden.

keinerlei rote Folgestadien (Abb. 9). Letztere treten erst am 3. und 4. peT in den venösen Sinusoiden in grösserer Anzahl auf. Vom 4. bis zum 6. peT werden rote Zellen jeden Alters gebildet. Zwar bleibt ihre Zahl im einzelnen Schnittbild gering — dürfte jedoch, da das Organ zu diesem Zeitpunkt

bereits ein beachtliches Volumen hat — insgesamt eine recht bedeutsame Höhe erreichen. Am 7. peT kommen nur noch vereinzelte Hämoblasten und reife oder fast reife Erythrocyten vor.

Neutrophile Granulopoiese ist vom 17. eT bis zum 7. peT im Bindegewebe der grösseren, vor allem der arteriellen Gefässe festzustellen.

Vom 2. bis 7. peT treten in der Leber Zellen auf, deren Protoplasma sich wesentlich dunkler, basophiler als das übrige Parenchym anfärbt und die sich häufig leicht aus dem übrigen Zellverband lösen (vergl. Leber, *Melopsittacus*).

Milz:

Rote und weisse Pulpa sind am 20. eT klar voneinander unterschieden. Beide bestehen aus dichtem Gewebe und werden bis zum 7. peT zunehmend dichter, wobei die weisse Pulpa die rote immer stärker verdrängt.

Leichte, eindeutige — aber in ihrem Ausmass für die allgemeine Hämopoiese bedeutungslose — Erythropoiese findet sich in den wenigen vorhandenen grösseren Sinus vom 20. eT bis zum 7. peT. Granulierte Zellen liegen während dieser Zeit stets in der Nähe der Trabekel, unter der Kapsel und um die grösseren Sinus.

Femur:

Am 15. eT nimmt die Markhöhle die ganze Diaphyse ein und enthält voll tätiges rotes Mark.

Der Schlüpfzustand von *Larus* steht in der Mitte zwischen extremen Nesthockern und Nestflüchtern. Die jungen Hühnervögel verlassen unmittelbar nach dem Schlüpfen den Nistort. Die weitere Fürsorge der Eltern ist gering. Die Jungen sind mit Nestlingsdunen bekleidet und haben weit entwickelte Schwungfedern. Schlüpfende *Anseres* gleichen ihnen weitgehend. Lediglich ihre Schwungfedern entwickeln sich später. Ähnlich ausgebildet ist auch das Dunenkleid der frischgeschlüpften Möwe. Doch verlassen die jungen Tiere, wenn sie nicht gestört werden, das Nest während der ersten Lebenstage nicht. Sie bleiben wochenlang auf die Fütterung durch die Eltern angewiesen. Peters charakterisiert ihr Verhalten als das von „Platzhockern". Unter den Möwen zeichnet sich die Dreizehenmöwe durch besonders starke Bindung an den Nistort aus. Unter-

suchungen zu ihrer Hämopoiese — und der eines anderen ausgesprochenen Platzhockers, der Trottellumme (*Uria aalge* Pont.) sind im Gange.

B) Nesthocker

Melopsittacus undulatus (Wellensittich).

Brutzeit: 18 Tage.

Dottersack:

Am 10. eT sind die Zotten tief in den Dotter eingesunken. In ihren venösen Kapillaren werden bis einschliesslich zum 14. eT

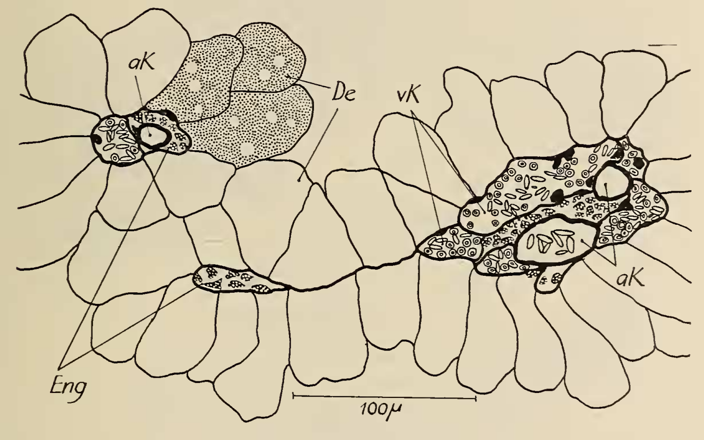


Abb. 11.
Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.
14. Embryonaltag.

Massen roter Blutzellen jeden Alters gebildet (Abb. 11). Später nimmt der Anteil der mittleren und fast reifen Entwicklungsstadien immer mehr ab — während sich die Hämoblasten vermehren. So ergibt sich am Schlüpftag das Bild, dicht mit Hämoblasten und Proerythroblasten vollgestopfter, venöser Kapillaren (Abb. 12). Selten kommen in den grösseren Venen Proerythrocyten vor. Diese neue, eigenartige Situation intensivster früher Erythropoiese findet sich bei weit offenen, voll intakten Kapillaren während der ganzen ersten postembryonalen Woche, begleitet von gleich-

zeitig reicher neutrophiler Myelocytenpoiese im extraarteriellen Bindegewebe (Abb. 13, Abb. 14, Abb. 15). Während dieser Zeit nimmt das Volumen des Dottersackes bis zur Grösse eines Stecknadelkopfes ab — die am Schlüpftag noch recht locker in der Dottermasse liegenden Zotten rücken immer dichter zusammen — ihre Entodermzellen werden zunehmend kleiner. Die starke Granulopoiese des 14. eT klingt während der letzten Bebrütungstage ab — und steigt vom Schlüpftag an erneut.

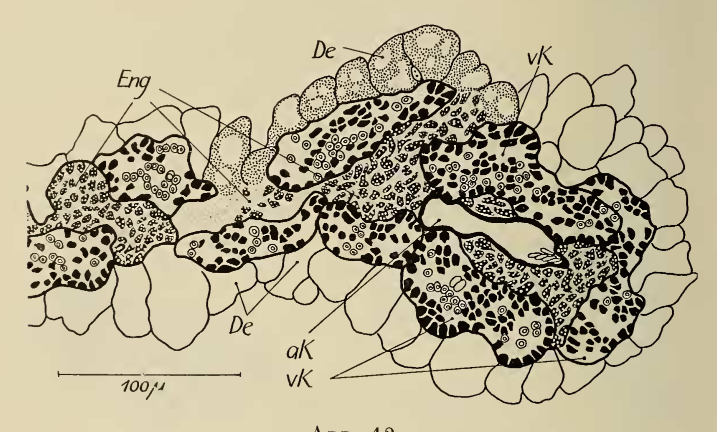


Abb. 12.
Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*. Schlüpftag.

Leber:

Während das Leberparenchym bis zum 16. eT aus überwiegend untereinander gleichen Zellen besteht, fallen am Schlüpftag zwei differente Zelltypen auf (Abb. 16): *a)* Stark anfärbende, kleine, meist locker liegende und leicht amöboide Zellen mit ganz fein vakuolisiertem Protoplasma. Der Kern ist gross, hell, sein Chromatin in Randkörnchen angeordnet und besitzt zwei deutliche Nukleoli. Wie weit diese Zellen identisch sind mit den schon bei *Larus* beobachteten „dunklen Leberzellen", kann nicht bestimmt werden. Sie als Hämoblastenursprungszellen anzusehen (Haff 1914), halte ich für verfrüht. *b)* Schwach anfärbende, meist grosse im Zellverband liegende Zellen mit undeutlichen Grenzen und hellem, stark vakuolisiertem Protoplasma. Ihr Kern ist gegenüber *a)* blasig aufgetrieben und unscharf konturiert, seine Nukleoli meist undeutlich.

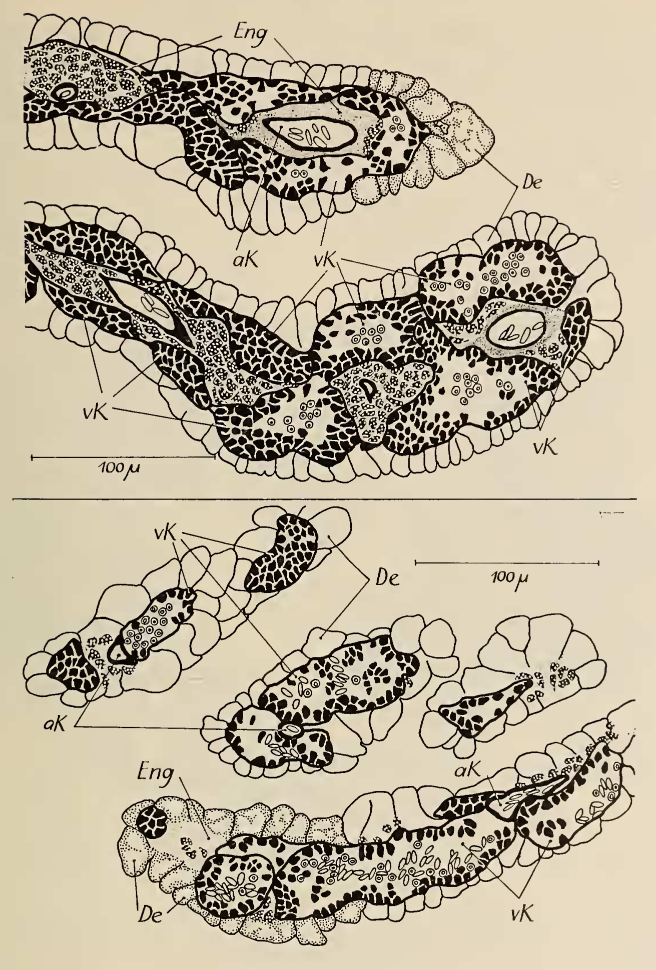


Abb. 13. (unten)
Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.
4. Postembryonaltag.

Abb. 14. (oben)
Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.
6. Postembryonaltag.

Am 2. peT sind diese Zellunterschiede verschwunden. Das bis zum 4. peT sehr stark vascularisierte Parenchym wird bis zum 7. peT zunehmend dichter, die Zellgrenzen undeutlicher, das Verhältnis von Kern und Plasma zugunsten des stark vakuolisierten Plasmas verschoben.

Bis zum 16. eT lässt sich keine Blutbildung erkennen. Am Schlüpftag treten Hämoblasten und wenige Erythroblasten auf. Die zwei Tage später voll einsetzende Erythropoiese aller Altersstadien erreicht um dem 4. peT im histologischen Bild einen ganz leichten Höhepunkt und sinkt am 6. und 7. peT gering. Da jedoch die Leber in der ersten postembryonalen Woche stark wächst, dürfte das gesamte Ausmass der roten Blutbildung vom 2. bis 7. peT ständig steigen.

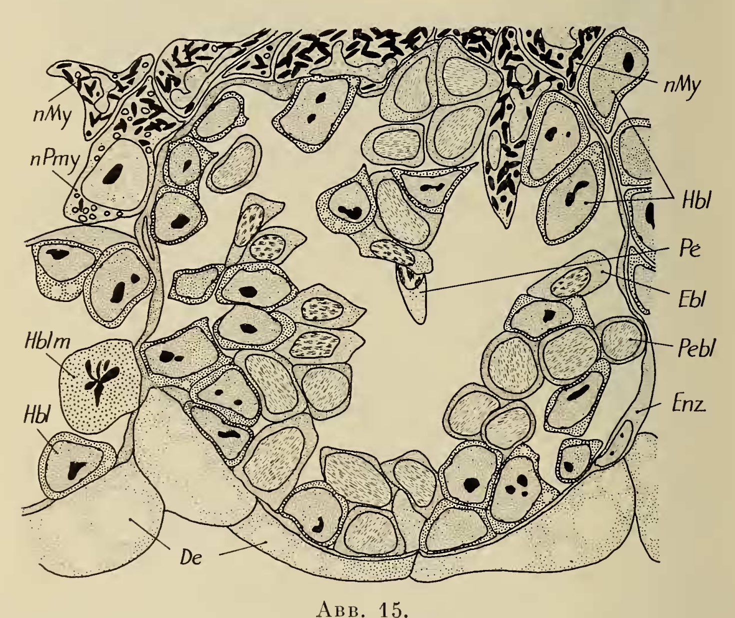


Abb. 15.
Venöse Kapillaren aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.
6. Postembryonaltag.
(Vergrösserter Ausschnitt von Abb. 14)

Intensive Granulopoiese setzt im Bindegewebe der grösseren Gefässe zwischen dem 3. und 4. peT ein.

Milz:

Am 12. eT besteht die Milz aus dichtem, homogenem Mesenchym, in dem verstreut Hämoblasten, reife Erythro- und Granulocyten liegen. Am 14. eT haben sich Hämoblasten und Neutrophile stark vermehrt, das Retikulum macht jetzt einen lockeren Eindruck. Zwei Tage später ist es deutlich in locker- und dichtma-

schiges Gewebe differenziert und enthält viele sich deutlich teilende Myelocyten und Hämoblasten. Am Schlüpftag findet in den Sinus und Sinusoiden der roten Pulpa reiche, frühe Erythropoiese statt.

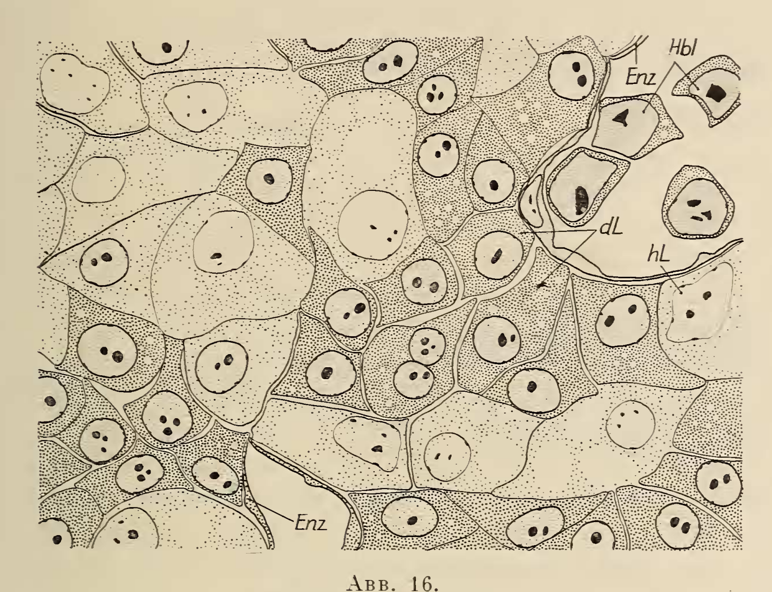


Abb. 16.
Melopsittacus, Schlüpftag.
Leberparenchym mit hellen und dunklen Leberzellen.
Zwei venöse Sinusoide sind angeschnitten.

Später schwankt die Bildung roter Blutzellen individuell stark und ergibt bis zum 7. peT kein einheitliches Bild mehr. Einzelne Erythropoieseherde begegneten mir bei allen Tieren, wieweit sie allgemein hämopoietische Bedeutung erlangen bleibt unklar. Die Hämoblastenzahl ist in der ersten postembryonalen Woche durchweg hoch, die Granulopoiese stark. Letztere konzentriert sich mit zunehmendem Alter immer mehr auf das lockere Retikulum unter der Kapsel, um die grossen Sinus und um die Trabekel.

Femur:

Die Markhöhlenbildung beginnt am 12. eT. Am 16. eT ist in der zentralen Diaphyse der Knorpel ganz aufgelöst. Während das Mark jetzt noch überwiegend primären Charakter besitzt, nimmt am Schlüpftag die Zahl der Neutrophilen sehr zu, so dass ein dichtes, an Granulocyten reiches, Mark entsteht, in dem Erythropoiese nur

spärlich in einigen Kapillaren und Sinusoiden vorkommt. Volle Knochenmarkserythropoiese setzt am 1. bis 2. peT ein.

Columba livia (Haustaube).

Brutzeit: 17 Tage.

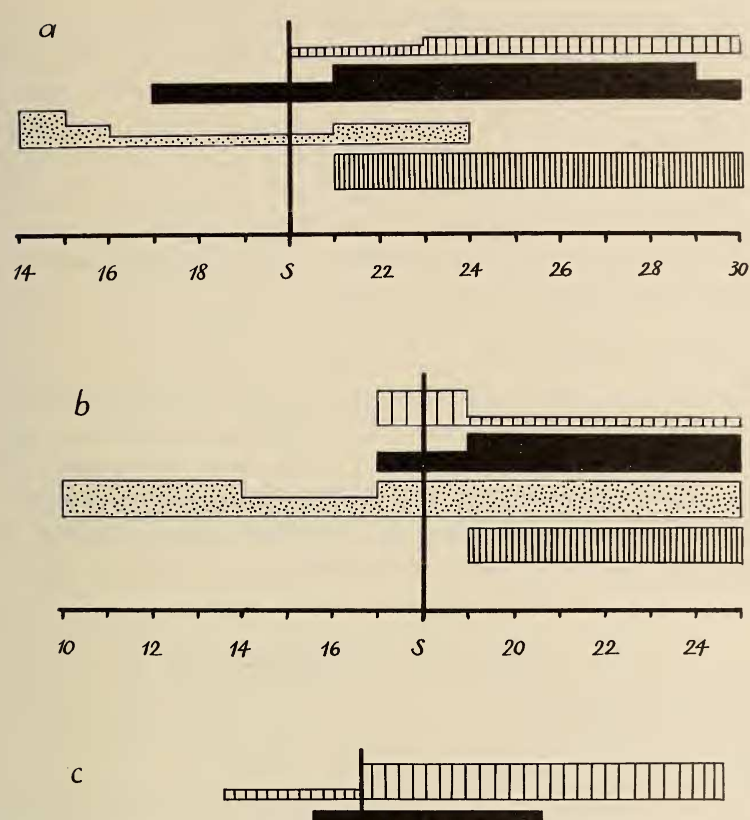
Dottersack:

Vom 6. bis 12. eT werden in den venösen Kapillaren zahlreiche rote Zellen jeden Alters gebildet. Am 13. und 14. eT überwiegen Proerythrocyten und am folgenden Tag geht die Erythropoiese im ganzen stark zurück. Die wenigen, noch funktionsfähigen Kapillaren enthalten Hämoblasten und junge Proerythroblasten, ausserdem späte Proerythrocyten und reife Erythrocyten. Die mittleren Stadien der roten Entwicklungsreihe fehlen nahezu ganz. Am Schlüpftag und erstem Postembryonaltag nimmt die Zahl der Hämoblasten weiter zu. Erythroblasten treten vom 2. peT an auf. An diesem und den beiden nächsten Tagen beobachten wir in den weit offenen venösen Kapillaren intensivste Erythropoiese jeden Alters. Am 5. peT finden sich die ersten verkleinerten Kapillaren mit leicht verquollenen Endothelien. Die Erythropoiese nimmt bis zum 7. peT etwas ab, verglichen mit dem Maximum vom 4. peT.

Die vom 8. eT an auftretenden verstreuten, meist kleinen neutrophilen Granulopoiesenester nehmen am 14. und 15. eT plötzlich sehr zu, so dass am Schlüpftag stärkste neutrophile Granulopoiese vorliegt. Die Zahl der Granulocyten wird vom 2. peT an etwas geringer, bleibt aber bis zum 7. peT gross.

Leber:

Vom 8. bis zum 14. eT besteht das Lebergewebe aus lockerem Parenchym mit deutlichen Zellgrenzen. Es wird am 14./15. eT bedeutend dichter, die Zellgrenzen schwer erkennbar. Verstreut kommt intravasculär Erythropoiese vor mit viel Hämoblasten und Erythroblastenmitosen. An den beiden folgenden Tagen steigt die Bildung junger roter Zellen und erreicht zwischen dem ersten und dritten Postembryonaltag ihr Maximum, um danach zunächst langsam, vom 5. peT an schnell zu sinken. Am 7. peT ist die Erythropoiese unbedeutend. Granulopoieseherde nehmen vom 16. eT bis zum 7. peT im perivasculären Bindegewebe ständig zu.



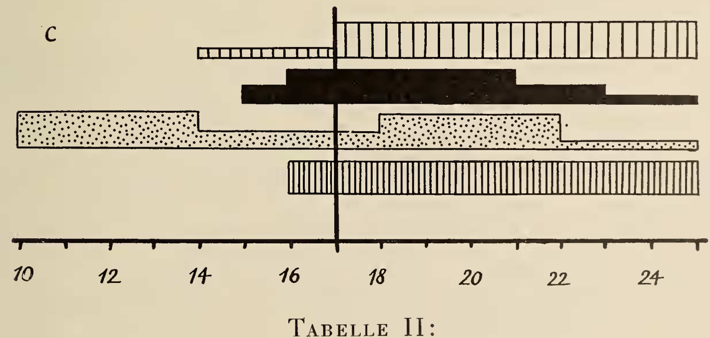


TABELLE II:

a) *Apus*, b) *Melopsittacus*, c) *Columba*.

Milz:

Locker- und dichtmaschiges Retikulum unterscheiden sich am 15. eT kaum, am Schlüpftag deutlich. Die Blutzellinfiltration der Sinus und Sinusoide schwankt bis zum Schlüpftag nach Art und Menge der Zellelemente stark. Entwicklungsstadien der roten Reihe

kommen relativ häufig vor. Ihre Zahl nimmt am ersten Postembryonaltag sehr zu und bleibt während der ersten postembryonalen Woche hoch. Die Granulocytendichte — nicht ihre Gesamtzahl — geht vom 15. eT bis zum 6. peT ständig zurück. Die granulierten Zellen sind am 5. und 6. peT grösstenteils auf das Bindegewebe unter der Kapsel und um die Hauptsinus beschränkt.

Bis zum 4. peT überwiegt die rote Pulpa gegenüber der weissen. In den folgenden Tagen verschiebt sich das Verhältnis etwas zugunsten des dichten, weissen Retikulums.

Femur:

Um dem 13. bis 14. eT dringen die ersten Gefässe und Mesenchymzellen in die Diaphyse ein. Die Markhöhle wird bei starkem Wachstum des Knorpelmodells rasch vergrössert. Bereits am 16. eT finden sich Reifungsstadien von Erythrocyten und am Schlüpftag voll tätiges rotes Mark. Durch die schnelle Entwicklung fällt eine ausgeprägte Phase primären Markes aus.

Apus melba (Alpensegler).

Brutzeit: 20 Tage.

Dottersack:

Am 16. eT lässt die Erythropoiese im Dottersack gegenüber dem 14. eT stark nach — viele Kapillaren kollabieren. Die Zahl solch leerer, zusammengefallener Gefässe nimmt bis zum 19. eT ständig zu. Die intakten Kapillaren enthalten einerseits fast reife Erythrocyten — andrerseits Gruppen von Hämoblasten und Procrythroblasten. Dieses Bild ändert sich bis zum 1. peT nicht. Am 2. peT werden neben Gefässen mit verquollenen Endothelien, in denen oft Myelocyten und reife Granulocyten liegen, voll intakte, venöse Kapillaren angetroffen, mit beachtenswerter, wenn auch schwacher Erythropoiese aller Stadien. Am 4. peT enthalten selbst Kapillaren mit verquollenen Endothelien Erythropoiese jeden Alters. Sie ist insgesamt schwach, doch eindeutig und keinesfalls identisch mit der in den äussersten Wandgefässen des Dottersackes immer anzutreffenden Erythropoiese später Stadien. Der Dottersack vom 6. und 8. peT zeigt keine rote Blutbildung mehr.

Neben einzelnen perivasculären Neutrophilen treten am 16. eT kleine Myelocytennester auf. Sie nehmen bis zum 2. peT leicht zu, und sind bereits am 4. peT wieder fast vollständig verschwunden.

Leber:

Am 16. eT besteht die Leber aus lockerem, balkenförmigem Parenchym, dessen Zellen sehr deutliche Grenzen und grosse, häufig sich teilende Kerne besitzen. Die Dichte des Gewebes nimmt bis zum 18. eT erheblich zu. Die Zahl der Hämoblasten und Folgestadien steigt langsam vom 18/19. eT an. Mit dem 2. peT setzt die Erythropoiese — zunächst hauptsächlich früher Entwicklungsstadien — stärker ein. Am 8. peT etwas nachlassend, dauert sie bis zum 10. peT.

Neutrophile Granulopoiese scheint in grösserem Ausmass bis zum 2. peT ganz zu fehlen — und tritt später sehr individuell schwankend auf.

Milz:

Am 18. eT besteht die Milz zu etwa gleichen Teilen aus weitmaschigem und — um die arteriellen Kapillaren — aus engmaschigem Retikulum. Im weitmaschigen Gewebe entstehen zahlreiche Granulocyten, in den Sinus und Sinusoiden selten rote Blutzellen. Ihre Zahl nimmt am 4. peT stark zu. Von nun an bis zum 10. peT ist in den Sinusoiden der roten Pulpa intensive Erythropoiese aller Altersstadien anzutreffen.

Zwischen dem 4. und 8. peT verschiebt sich das Massenverhältnis von dichtem und lockerem Retikulum, also von roter und weisser Pulpa, markant zugunsten des weissen Retikulums. Die Zahl und Grösse der Trabekel wächst mit der Grössenzunahme des Organs bedeutend, die Kapseldicke bleibt gleich.

Femur:

Am 16. eT beginnt die erste Knorpelauflösung in der Mitte der Diaphyse. Am folgenden Tag füllt lockeres primäres Mark die den zentralen Teil der Diaphyse einnehmende Markhöhle. Das primäre Mark ist am Schlüpftag weit dichter, aber erst vom 2. peT an gewinnt die rote Blutbildung im Femur Bedeutung für das allgemeine Blutbild.

Passer montanus (Feldspatz) und *Passer domesticus* (Hausspatz).

Brutzeit: P. *montanus* 11 Tage, P. *domesticus* 12 Tage.

Wir referieren zunächst die Beobachtungen beim Feldsperling und vergleichen sie am Ende des Abschnittes mit den Befunden beim Hausspatz.

Dottersack:

Am 9. eT kollabieren die ersten Kapillaren, die meisten jedoch sind voll funktionsfähig und enthalten rote Blutzellen jeden Alters (Abb. 17). Am Schlüpftag findet sich nur noch ganz vereinzelte Erythropoiese (Abb. 18), an späteren Tagen gar keine mehr — ausser bei einem Tier vom 2. peT, das in wenigen Kapillaren deutliche Erythropoiese früher Stadien mit vielen Hämoblasten zeigt. Für die allgemeine Hämopoiese kommt der roten Blutbildung im Dottersack nach dem 9. eT keine Bedeutung mehr zu.

Neutrophile Granulopoiese lässt sich vom 9. eT bis zum 5. peT feststellen. Die Zellen entstehen auffallenderweise nicht nur extra-sondern auch intravasculär. Die Kapillarendothelien verquellen vom 1. peT an (Abb. 19, Abb. 20).

Leber:

Am 9. eT besteht die Leber aus lockerem, grosskernigem Parenchym, in dessen Sinusoiden sich, wie im übrigen Körperblut, verstreut Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten finden. Hämoblasten sind selten. Sie vermehren sich an den folgenden beiden Tagen, so dass am Schlüpftag die Sinusoide des nun weit dichteren Parenchyms dicht von Hämoblasten, Pro- und Erythroblasten erfüllt sind. Diese Situation dauert bis zum 3. peT (Abb. 10). Vom 4. peT an nehmen die Hämoblasten ab. Auch die Anzahl der übrigen roten Zellen verringert sich, aber nicht das gesamte Ausmass der Erythropoiese, wenn daneben die gleichzeitige starke Grössenzunahme der Leber berücksichtigt wird.

Vom 9. eT bis zum Schlüpftag vermehren sich die perivasculären neutrophilen Promyelocyten und Myelocyten langsam, an den beiden folgenden Tagen sehr stark, so dass von 1. bis 6. peT dichte Massen neutrophiler Granulocyten jeden Alters im perivasculären Bindegewebe zu beobachten sind.

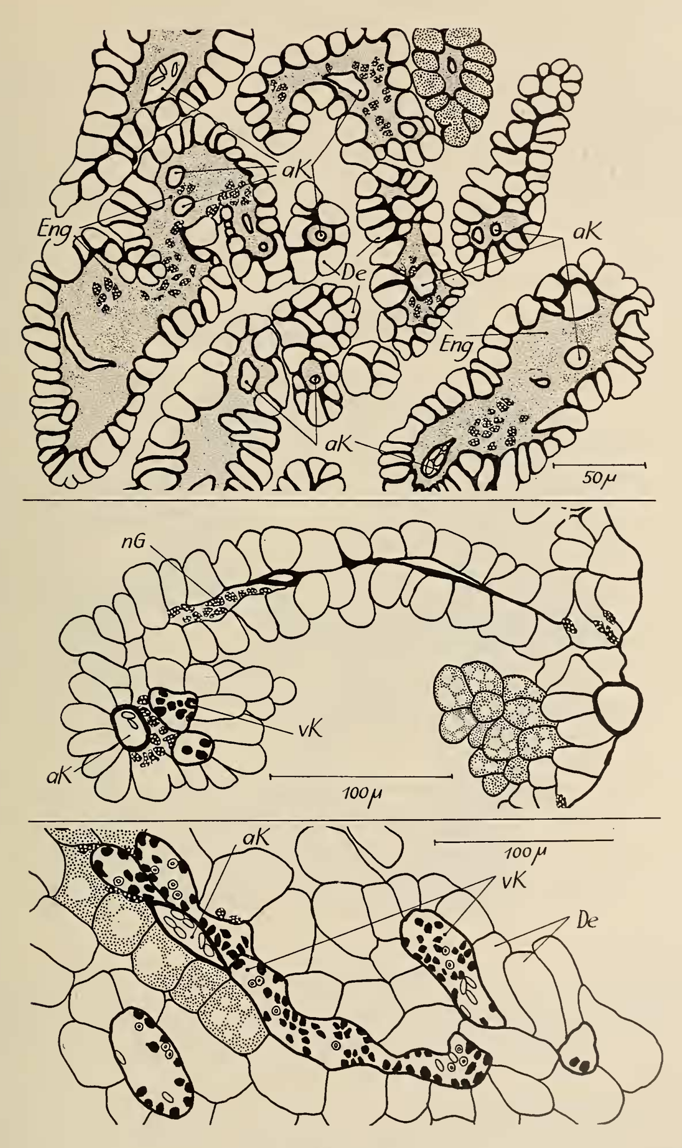


Abb. 17. (unten)
Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. 9. Embryonaltag.

Abb. 18. (mitte)
Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. Schlüpftag.

Abb. 19. (oben)
Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. 5. Postembryonaltag.

Milz:

Am Schlüpftag heben sich lockeres und dichtes Retikulum klar voneinander ab. Granulopoieseherde häufen sich unter der Kapsel, um die Trabekel und grösseren Sinus und lokalisieren sich dort mit zunehmendem Alter immer mehr. Einzelne Erythroblasten und kleine Erythropoieseherde bleiben zwischen dem Schlüpftag und 4. peT selten. Am 5., 6. und 7. peT tritt reiche Erythropoiese, meist später Entwicklungsstadien auf.

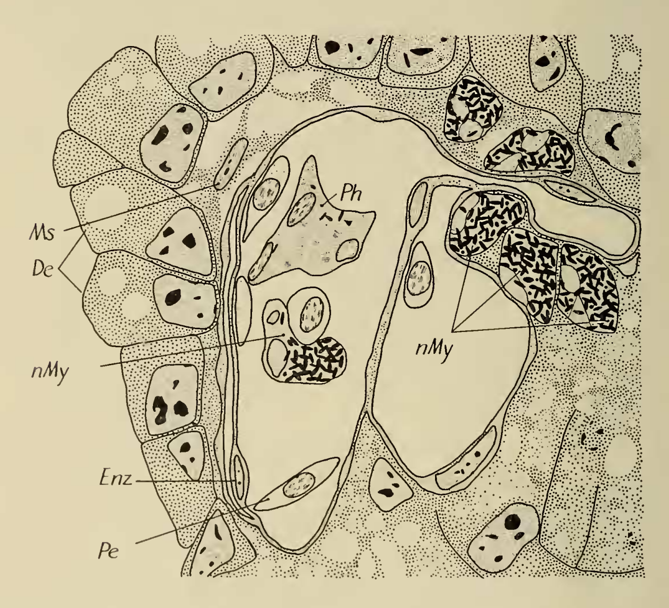


Abb. 20.
Ausschnitt aus einer Zotte des Dottersackes von *Passer montanus*.
5. Postembryonaltag.
Drei venöse Sinusoide sind angeschnitten (einer davon leer).

Das Massenverhältnis von roter und weisser Pulpa schwankt während der ersten postembryonalen Woche individuell stark.

Femur:

Am 9. eT beginnt in der Mitte der Diaphyse die Knorpelauflösung. Am Schlüpftag hat sich die primäre Markhöhle in der ganzen Diaphyse ausgebreitet. Das primäre Mark ist mit vielen Hämo-

blasten und ersten roten Folgestadien im Übergang zum definitiven Mark begriffen, dessen volle Tätigkeit am 1./2. peT einsetzt.

Die Hämopoiese des gleichfalls genau untersuchten Haussperlings deckt sich in den Hauptzügen mit der des Feldsperlings. *Passer domesticus* brütet einen Tag länger als *Passer montanus*.

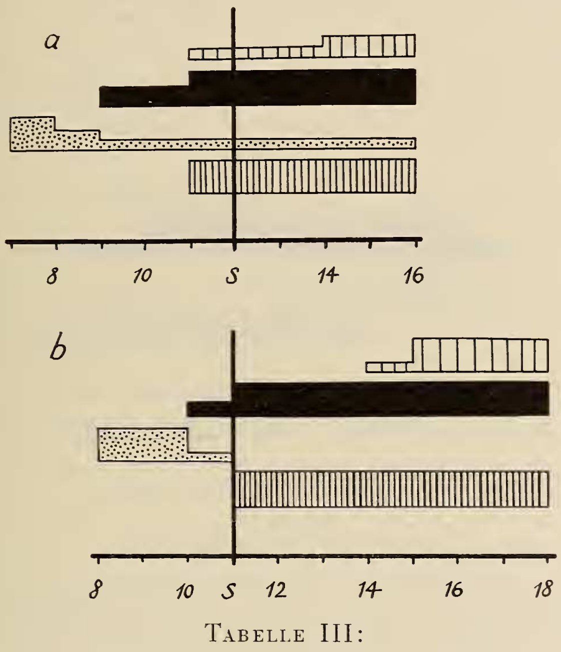


TABELLE III:
a) *Passer domesticus*, b) *Passer montanus*.

Die Erythropoiese endet im Dottersack bei beiden Arten am 9./10. eT. Doch bricht sie beim Feldspatz plötzlich von einem Tag auf den anderen ab — während sie beim Hausspatz gemächlicher ausklingt. Umgekehrt beginnt bei beiden Vögeln die Lebererythropoiese zwar am 10. eT — aber die Blutzellen vermehren sich bei *P. montanus* sofort sehr stark, bei *P. domesticus* dagegen schwach; Erst am 12./13. Entwicklungstag entstehen sie bei beiden Arten in gleichem Ausmass.

Am 12. Entwicklungstag setzt bei beiden Species die Erythropoiese im Knochenmark ein — das bedeutet für *P. montanus* am 1. peT, für *P. domesticus* am Schlüpftag.

Sturnus vulgaris (Star).

Brutzeit: 13 Tage.

Sandreuter (1948) beschreibt die Blutbildung in Leber, Milz und Knochenmark des Staren. Das Geschehen im Dottersack nach dem Schlüpfen wird von ihr nicht behandelt.

Dottersack:

Etwa zwei Tage vor dem Ausschlüpfen kollabieren die ersten Kapillaren. Die Erythropoiese ist um diese Zeit bereits minimal

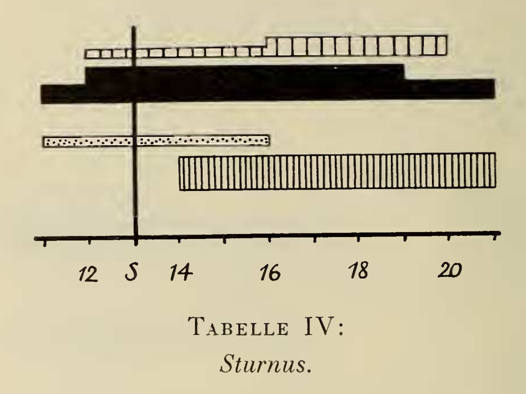


Tabelle IV:
Sturnus.

und bedeutungslos. Einzelne Gruppen von Hämoblasten und Erythroblasten finden sich bis zum 3. peT, an dem die Kapillarendothelien verquellen. Starke neutrophile Granulopoiese dauert vom vorletzten Embryonaltag bis zum ersten Postembryonaltag.

Leber:

Das Leberparenchym wird vom vorletzten Embryonaltag bis zum Schlüpftag erheblich dichter und ärmer an Gefässen. Während dieser Tage vermehren sich die Hämoblasten und Proerythroblasten reich. Vom 1. bis 3. peT zeigt das histologische Bild die grösste Anzahl roter Blutzellen, doch lässt das gesamte Ausmass der Erythropoiese frühestens am 6. peT nach.

Starke neutrophile Granulopoiese setzt mit dem Schlüpftag ein und dauert im perivasculären Bindegewebe der grösseren Gefässe bis zum 8. peT. Vom 6. peT an überwiegen reife Neutrophile.

Milz:

Am Schlüpftag unterscheiden sich dichtes und lockeres Retikulum deutlich voneinander. Das lockere Retikulum wird von Massen reifer Neutrophiler und Hämoblasten infiltriert. In den grösseren Sinus kommen vom Schlüpftag bis zum 3. peT hin und wieder Erythroblasten und Proerythrocyten vor. Ihre Zahl wächst am folgenden Tag und bleibt bis zum 7. peT konstant. Auch die Dichte der Neutrophilen ist stetig. Der Anteil der weissen Pulpa am gesamten Volumen der Milz steigt in der ersten postembryonalen Woche.

Femur:

Am vorletzten Embryonaltag ist der Knorpel in der zentralen Diaphyse aufgelöst, das primäre Mark aber noch kaum ausgebildet. Es wird bis zum Schlüpftag dicht, an Hämoblasten und reifen Neutrophilen reich — und wandelt sich am 2. peT zu definitivem, rotem Mark um.

Turdus philomelos (Singdrossel) und *Turdus merula* (Amsel).

Brutzeit: *T. philomelos* 14 Tage, *T. merula* 14 Tage.

Die Befunde bei Singdrossel und Amsel gleichen einander weitgehend. Wir schildern hier zunächst ausführlicher die Situation bei *T. philomelos* und nennen abschliessend die Züge der Erythropoiese, die bei *T. merula* von *T. philomelos* abweichen.

Dottersack:

Am letzten Embryonaltag sind die meisten Kapillaren kollabiert, ihre Endothelien verklebt. Verstreute, für die gesamte Hämopoiese bedeutungslose, restliche Erythropoiese- und Granulopoiesenester, sowie Gruppen von Hämoblasten finden sich bis zum 3. peT immer wieder, danach nur noch äusserst selten.

Leber:

Am letzten Embryonaltag liegen im dichten, kleinzelligen Leberparenchym verstreut Hämoblasten, selten Proerythroblasten und Erythroblasten. Letztere treten, neben sehr vermehrten Hämoblasten, am Schlüpftag zahlreicher auf. Im histologischen

Bild ergibt sich am Schlüpftag und ersten Postembryonaltag ein Erythropoiesemaximum. Am 2. und 3. peT wird die Anzahl der Zellen der roten Reihe geringer. Entwicklungsstadien der Erythrocyten bleiben bis zum 4. peT, — an dem sie sich in der Nähe der grossen Gefässe ansammeln, — über das ganze Parenchym gleichmässig verbreitet. Am 5. peT geht die Erythropoiese in ihrer Gesamtheit stark zurück. Jetzt kommen nur noch hin und wieder Hämoblasten in dem inzwischen sehr dichten, stark vakuolisierten Parenchym vor.

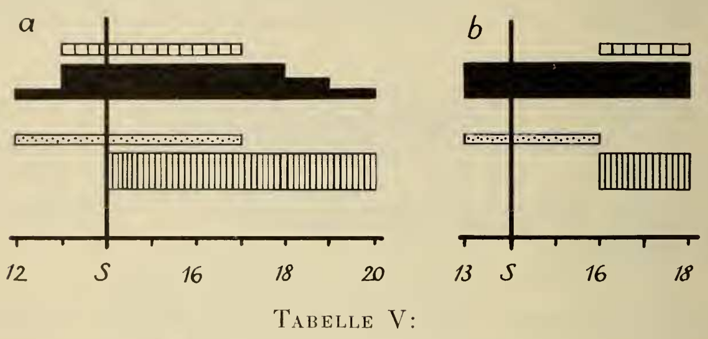


TABELLE V:
a) *Turdus philomelos*, b) *Turdus merula*.

Granulocyten werden vom letzten Embryonaltag bis zum 6. peT im Bindegewebe der grösseren Gefässe gebildet.

Milz:

Dichtes und lockeres Retikulum sind am Schlüpftag klar getrennt. Die weisse Pulpa überwiegt mengenmässig bei weitem. Im ganzen lockeren Retikulum zeigt sich in der ersten postembryonalen Woche gleichbleibend intensive Granulopoiese, in seinen Sinus und Sinusoiden bis zum 3. peT schwache, doch eindeutige Erythropoiese. Vom 4. bis 6. peT kommen nur noch vereinzelte Erythroblasten und Proerythrocyten vor. Das Mengenverhältnis von roter und weisser Pulpa bleibt während der ersten postembryonalen Woche etwa gleich.

Femur:

Am Schlüpftag ist die primäre Markhöhle im Zentrum der Diaphyse ausgebildet. Sie enthält sehr dichtes, hämoblastenreiches,

noch primäres Mark, das sich am 1. peT zu voll tätigem, rotem Mark umgewandelt hat.

Bei *Turdus merula* lässt sich keine Milzerythropoiese feststellen. Die Tätigkeit des roten Knochenmarkes beginnt bei ihr ein bis zwei Tage später als bei der Singdrossel.

Hirundo rustica (Rauchschwalbe).

Brutzeit: 13 Tage.

Dottersack:

Vom 12. eT an kollabieren die Kapillaren des Dottersackes. Nur noch ein Teil der Tiere zeigt zu dieser Zeit Erythropoiese von Bedeutung. Die ersten verquollenen Kapillarendothelien finden sich vom 2. peT an. In einzelnen intakten Kapillaren lassen sich bis zum 4. peT rote Blutzellen jeden Alters und Hämoblasten feststellen. Noch am 6. peT kommen Proerythrocyten vor. Insgesamt bleibt diese postembryonale Dottersackerythropoiese allerdings gering. Die neutrophile Granulopoiese beschränkt sich während der letzten vier Embryonaltage auf kleine perivasculäre Gruppen und verstreute Einzelzellen. Am Schlüpftag, 1. und teilweise 2. peT treten bei den meisten Tieren Massen neutrophiler Myelocyten auf, die am 4. peT wieder fast ganz verschwinden.

Leber:

Am 10. eT besteht die Leber aus losem, deutlich zelligem, recht vakuolenreichem Parenchym. Es wird zum 12. eT rasch dichter und gefässärmer. Die vom 10. eT bis zum Schlüpftag reiche Erythropoiese erreicht im histologischen Bild am 1. und 2. peT ein Maximum und lässt im ganzen nicht vor dem 6. peT nach.

Bis zum Schlüpftag bleibt die Granulopoiese spärlich. Vom 1. bis 6. peT infiltrieren neben reifen Neutrophilen und Hämoblasten Massen von Myelocyten und Metamyelocyten das perivasculäre Bindegewebe.

Milz:

Am 12. eT differenziert sich das Milzgewebe in dichtes und lockeres Retikulum. Die Zahl der Hämoblasten nimmt leicht,

die der Myelocyten erheblich bis zum 1. peT zu. Erythroblasten und Proerythrocyten kommen zahlreich am 2. peT vor, an den folgenden Tagen selten in den grösseren Sinus. Die Granulopoiese konzentriert sich mit zunehmendem Alter immer stärker auf das lockere Retikulum unter der Kapsel, um die Trabekel und grossen Sinus.

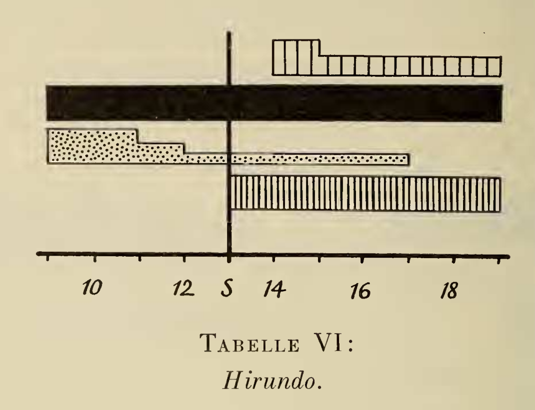


Tabelle VI:
Hirundo.

Der Anteil des lockermaschigen Retikulums nimmt von Schlüpftag an ständig leicht ab, während derjenige des dichten Gewebes wächst.

Femur:

Am 12. eT ist der Knorpel im Zentrum der Diaphyse aufgelöst. Die Marklöcher reichen bis zu den Epiphysen und sind von dichtem primären Mark erfüllt. Am Schlüpftag nimmt der Markraum die ganze Länge der Diaphyse ein. In seinem Zentrum finden sich viele intra- und extravasculäre Hämoblasten, beginnende Erythropoiese mit Proerythroblasten und ersten Erythroblasten. Reiche Erythropoiese setzt in der ganzen Diaphyse am 1. peT ein.

III. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Arbeitsauswahl und Beschränkung werden durch die Frage bestimmt, ob es möglich ist, bestimmte Erscheinungen der Hämopoiese evolutiv zu bewerten; d.h. stammesgeschichtlich ältere, primäre Entwicklungsvorgänge von erdgeschichtlich jüngeren, sekundären zu sondern. Wenn eine solche Bewertung möglich ist,

muss sie zugleich zur Klärung der Verwandtschaft der untersuchten Arten beitragen und kann dadurch zu einem Kriterium der evolutiven Ordnungen der Vogelontogenese werden.

Ausgehend von den beiden extremen Formen der Sauropsidenentwicklung — dem extremen Nestflüchtertum der Reptilien und dem extremen Nesthockertum der Passeres — hat Portmann (1935) die Ontogenesetypen der Vögel in sieben Stufen gegliedert, von denen nur die genannt seien, die von mir untersuchte Arten enthalten. An der Basis stehen die Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit (Gallus). Dann führen sie über Nestflüchter mit verzögerter Ausbildung der Flugfedern (Ente, Gans) und voll bedunte, sehende Nesthocker, die früh das Nest verlassen können (Möwe, vgl. S. 578) schliesslich zu blinden, sperrenden Nesthockern mit reduziertem Dunenkleid (Passeres). Portmann und seine Mitarbeiter kommen in den folgenden Jahren auf Grund der Bestimmung der Hirnindices und Vermehrungsfaktoren zu einer weiteren Gliederung, die 1952 die Aussage erlaubt, dass die Evolution des Ontogenesetypus der höheren Cerebralisation vorausgeht.

So wurden Kriterien erreicht, die es ermöglichen, einige Merkmale der Vogelontogenese klar als sekundär einzuschätzen: Dazu zählen u. a. zeitliche Entwicklungsverschiebungen wie beispielsweise Waschstumsallometrien, ebenso transitorische Eigenschaften wie z. B. die Ausbildung von Augen- und Ohrenverschluss der jungen Passeres.

Zeitlichen Entwicklungsverschiebungen und transitorischen Funktionen gilt daher unser Hauptaugenmerk bei dem Vergleich der hämopoietischen Organe. Wir werden zuerst das zeitliche Auftreten und Ineinandergreifen der erythropoietischen Funktionen rein beschreibend verfolgen (A). Anschliessend hoffe ich deutlich machen zu können, ob und warum gewisse Erscheinungen primär oder sekundär sind und dass eine solche evolutive Wertung zur Ordnung des oft verwirrenden Vielerleis ontogenetischer Fakten hilft (B).

A) Vergleichender Überblick

1) Dottersack:

Bei allen untersuchten Arten werden frühembryonal in den venösen Kapillaren des Dottersackes rote Blutzellen gebildet. Bei

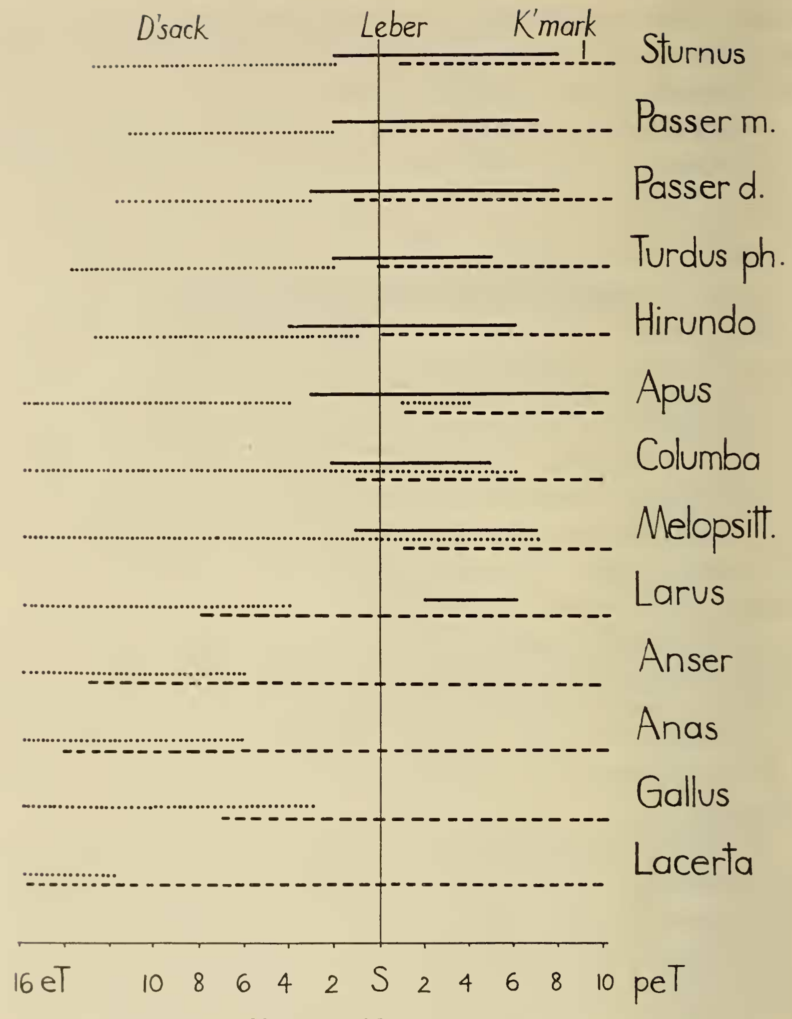
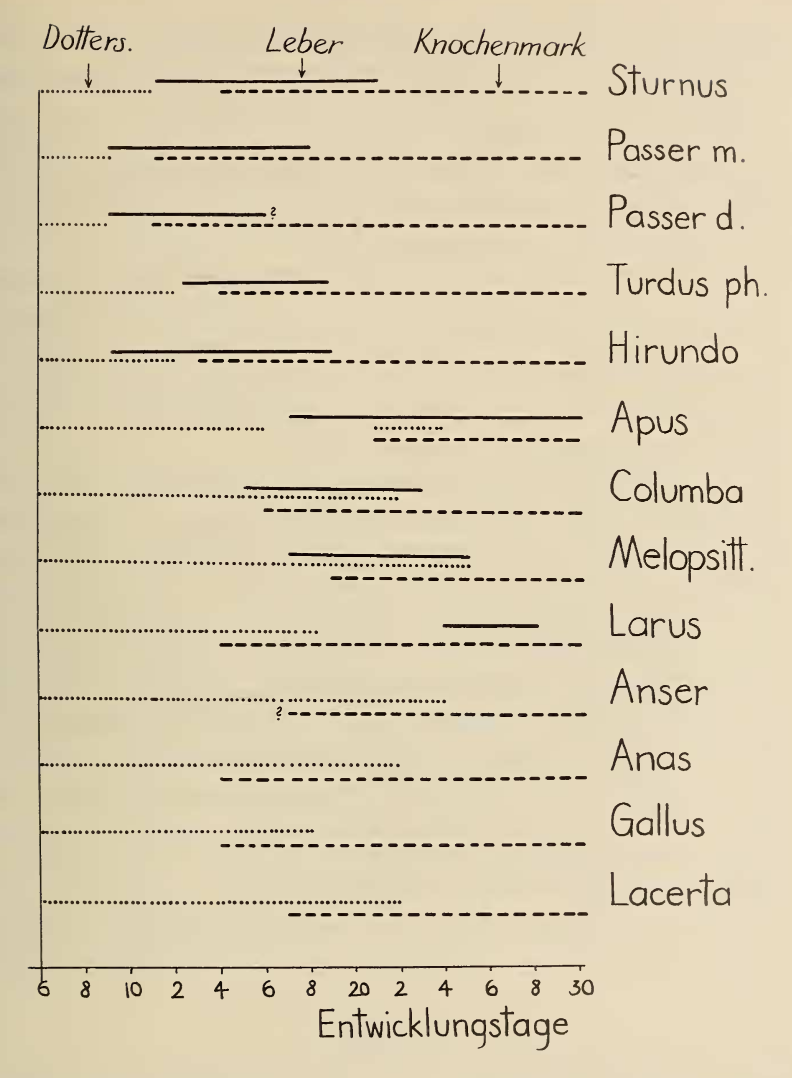


Tabelle VII und VIII
veranschaulichen schematisch das Ineinandergreifen von Dottersack-, Leber- und Knochenmarkserythropoiese:
in Tabelle VII bezogen auf den Schlüpftag,
in Tabelle VIII bezogen auf die Anzahl der Entwicklungstage.

Reptilien und Vögeln ist dies nicht der einzige Ort erythropoietischer Tätigkeit, doch der in dieser Entwicklungsperiode wichtigste.

Die Dottersackerythropoiese endet bei Eidechse, Huhn, Ente, Gans und Möwe zwischen dem 18. und 24. Entwicklungstag — also



bei der Ente, Gans und Eidechse erheblich vor dem Schlüpfmoment.

Taube und Wellensittich schlüpfen am 17. bzw. 18. Bebrütungstag. Ihr Dottersack ist bis zum 15. Embryonaltag normal erythropoietisch tätig — dann folgt zu der Zeit, zu der er in die Leibeshöhle eingezogen wird, eine Phase verringerter Blutbildung, in der sich nur die Hämoblasten stark weitervermehren. Am Schlüpftag bzw. am ersten Postembryonaltag setzt im Jungvogel erneut starke

Erythropoiese für die ganze erste postembryonale Woche ein. Der histologische Schnitt zeigt jetzt das Bild eines rein hämopoietischen Organs.

Auch beim Alpensegler ist diese postembryonale erythropoietische Tätigkeit des Dottersackes festzustellen. Allerdings bleibt bei ihm im Vergleich zu Wellensittich und Taube das Ausmass der roten Blutbildung sehr gering.

Die Dottersackhämopoiese dauert bei den Passeres bis zum vorletzten Embryonaltag, d.h. sie hört zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag auf. Während der ersten postembryonalen Tage finden sich bei allen Arten einzelne Hämoblasten und kleine Erythropoieseherde, denen jedoch für die Blutbildung insgesamt keinerlei Bedeutung zukommt.

Am Schlüpftag liegt der Anteil des Dottersackes am Totalfrischgewicht des Organismus bei den extremen Nestflüchtern zwischen 10% und 25%, bei den Passeres zwischen 5% und 10% (Schmekel 1960). Die Höhe seines Anteils im Schlüpfmoment, sowie die Geschwindigkeit seiner Resorption hängt nicht von der Dauer der Brutzeit ab. Seine Tätigkeit als ernährendes Organ kann bei den lange brütenden Arten nicht nur bis zum Schlüpftag voll erhalten bleiben — sondern noch gegenüber den kurz brütenden gesteigert sein. Sie muss es nicht. Umso überraschender erscheint es, dass bei den nestflüchtenden Formen mit langer Brutzeit die Erythropoiese in dem grossen — in Hinsicht auf die Ernährung voll funktionstüchtigen — Organ erheblich vor dem Schlüpftag aufhört. Selbst bei 30 Tagen Brutzeit dauert sie maximal bis zum 24. Entwicklungstag. Nach eben dieser Entwicklungszeit endet sie — eine Woche nach dem Schlüpftag — auch bei Wellensittich und Taube.

2) Leber:

Rote Blutbildung konnte in der Leber der Eidechse nicht, auch nicht in Ansätzen beobachtet werden.

Sie fehlt bei Huhn, Ente und Gans ebenfalls, wenn auch nicht vollkommen. Eingeschwemmte rote Entwicklungsstadien reifen hin und wieder in den Leberkapillaren aus und die Hämoblastenzahl erscheint im Leberblut gegenüber dem Köperblut manchmal leicht erhöht. Für die gesamte Erythropoiese sind diese ganz vereinzelten, kleinen Erythropoieseherde sicherlich bedeutungslos.

Grössere Bedeutung erlangt die rote Blutbildung in der Möwenleber vom 2. bis 5. Postembryonaltag. Sie bleibt verglichen mit Alpensegler, Wellensittich, Taube und Sperlingsvögeln allerdings schwach.

Alpensegler, Wellensittich und Taube zeichnen sich durch lange und starke Lebererythropoiese aus. Sie beginnt bei allen drei Arten am Schlüpftag, lässt bei der Taube am Ende der ersten postembryonalen Woche nach, nicht aber bei Alpensegler und Wellensittich.

Sehr reich und deutlich ausgeprägt ist die Lebererythropoiese der Passeres. Sie setzt ein bis drei Tage vor dem Schlüpftag ein, i.e. am 9. bis 12. Entwicklungstag und dauert bis zum Ende der ersten postembryonalen Woche, teilweise länger. Die erythropoietische Tätigkeit der Leber ist also unabhängig von der Länge der Brutzeit bei nesthockenden Formen mit langer (Alpensegler) und kurzer (Feldspatz) Brutzeit ausgebildet. Sie fehlt dem untersuchten Reptil und den Vögeln mit ausgesprochen primitivem Entwicklungsmodus und kommt in erster Andeutung bei einem typischen Platzhocker (Möwe) vor. Das Phänomen folgt also in klarer Übereinstimmung der Evolutionsreihe von Portmann (1935), die auf Grund ganz anderer Merkmale gefunden wurde.

Das postembryonale Leberübergewicht (vgl. Portmann 1938) und die postembryonale Lebererythropoiese hängen nicht zusammen. Das Maximum der Leberblutbildung liegt stets in der ersten postembryonalen Woche — das Übergewicht der Leber fällt in den zweiten Teil der Postembryonalzeit (unveröffentlichte Untersuchungen von M. Neff).

3) Milz:

Die Milzerythropoiese bleibt bei der Eidechse, Ente und Huhn äusserst schwach und bedeutungslos. Ebenfalls bedeutungslos, jedoch etwas stärker ist sie bei der Gans und Möwe. Bei allen anderen untersuchten Arten, d.h. den eigentlichen Nesthockern, bekommt sie zumindest zeitweise Einfluss auf die allgemeine Hämopoiese. Doch ist auch bei dieser Gruppe ihr Ausmass sehr schwer abzuschätzen. Bei einigen Individuen tritt starke rote Blutbildung in den Sinusoiden des roten Retikulums auf. Die Blutzellen liegen dicht, zeigen häufig Mitosen und sind zweifellos in der Milz gebildet. Bei

anderen Tieren derselben Art und desselben Alters kommen bald nur frühe, bald nur späte rote Entwicklungsstadien vor, bald wenige Zellen jeden Alters in den grossen Sinus, also an Orten wo eine relativ starke Blutbewegung zu vermuten ist. Wahrscheinlich handelt es sich in diesen Fällen um in die Milz eingeschwemmte, dort festgehaltene und ausreifende Zellen des Körperblutes. SANDREUTER (1948) stellte für den Staren am dritten Postembryonaltag ein Maximum an unreifen Erythrocyten im Köperblut fest — zur gleichen Zeit also, zu der bei ihm die Milzerythropoiese einsetzt! Nur weiteres Milzmaterial und vor allem Blutausstriche können hier Klarheit bringen. Bisher scheint es so, als beginne bei den Passeres, beim Alpensegler und der Taube leichte rote Blutbildung in der Milz zwei bis drei Tage später als in der Leber. Beim Wellensittich setzt sie zwei Tage vor der Lebererythropoiese ein und hört auf, wenn diese anfängt.

Im Ergebnis darf wohl die hämopoietische Potenz der Milz als für Nesthocker und Nestflüchter erwiesen betrachtet werden. Die Milz ist aber in keinem Fall ein für die Erythropoiese entscheidend wichtiges Organ. Doch könnte sie, wie jede zusätzliche Blutbildungsstelle u. U. positiven Selektionswert für die Nesthockerevolution erhalten, da ein Typus mit vielen Erythropoiesemöglichkeiten evolutiv geeigneter ist, als ein solcher mit weniger.

4) *Knochenmark:*

Die Markhöhlenbildung setzt bei allen Vögeln mit Ausnahme des Alpenseglers zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag ein. Der Zeitraum von der ersten Knorpelauflösung bis zur ersten Tätigkeit des definitiven roten Markes schwankt von Art zu Art. So dauert die Phase des primären Markes bei *Hirundo* zwei, bei *Melopsittacus* acht Tage. (In Tab. IX bezeichnet die Länge der Geraden die Dauer der Phase primären Markes. Das punktierte Gebiet gibt den Zeitraum an, in dem bei fast allen untersuchten Arten die Markhöhlenbildung einsetzt.)

Die Erythropoiese des roten Knochenmarkes beginnt bei den Sperlingsvögeln, bei Möwe, Huhn, Ente und vermutlich bei der Gans (am 17. Embryonaltag voll tätiges rotes Mark) zwischen dem 12. und 15. Entwicklungstag, bei der Taube und Mauereidechse am 16. Bebrütungstag. Von dem Mittel des 14. Entwicklungstages

weichen die Zeiten vom Wellensittich (19. Entwicklungstag) und Alpensegler (21. Entwicklungstag) ab.

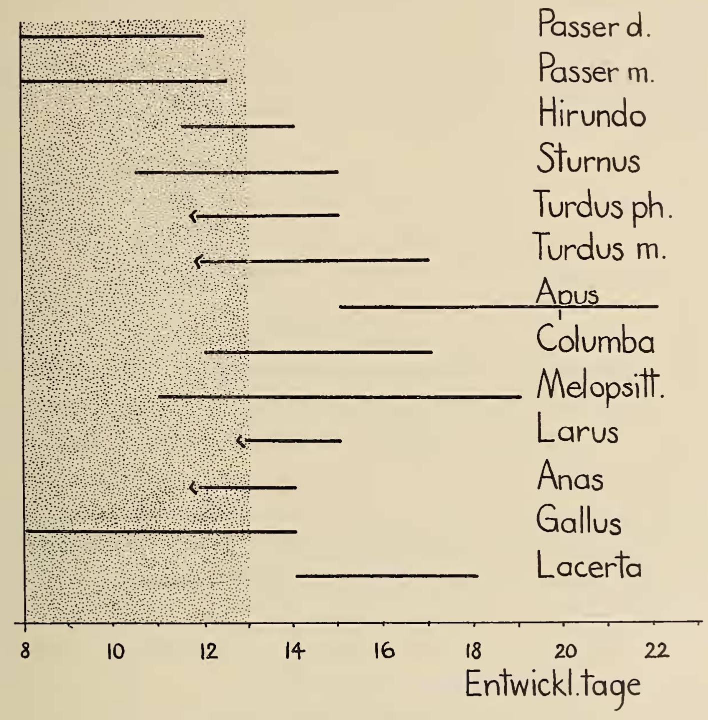


TABELLE IX Legende s. Text

Die rote Blutbildung setzt also im Knochenmark bei den Passeres, bei Taube, Wellensittich und Alpensegler zwischen dem Schlüpftag und zweiten Postembryonaltag ein — bei Huhn, Ente, Gans, Möwe und Eidechse lange vor dem Schlüpftag.

B. Stammesgeschichtliche Folgerungen (Tab. VII-X).

Eine Dauer der Dottersackerythropoiese von 22 bis 24 Tagen darf wohl als primär angesehen werden. Sie findet sich — innerhalb der Embryonalzeit — bei den Nestflüchtern *Lacerta*, *Anas* und *Anser*, in der Postembryonalzeit bei den Nesthockern *Melopsittacus* und *Columba*, sowie in wechselndem Ausmass bei *Apus*. Huhn und Möwe schlüpfen am 21. bzw. 22. Entwicklungstag. Kurz zuvor endet

um den 18./19. Entwicklungstag ihre Dottersackblutbildung. Es wäre denkbar, dass hier die grosse physiologische Änderung zur Schlüpfzeit den primären Blutbildungsrythmus von 22 bis 24 Tagen gleichsam abbremst.

Bei extremer Verkürzung der Brutzeit und extremem Nesthockertum der Passeres wird auch die Blutbildungsperiode des Dottersackes sehr stark verkürzt.

Während bei Eidechse, Huhn, Ente, Gans, Möwe, Taube und Wellensittich — also der oben beschriebenen Gruppe mit primärer langer Dottersackerythropoiese — die Blutbildung im Dottersack unmittelbar durch die des Knochenmarks abgelöst wird, tritt bei den Passeres zwischen ausklingender Dottersack- und einsetzender Knochenmarkserythropoiese eine zweitägige Lücke auf. Sie wird bei dieser Gruppe mit ihrer kurzen, ausgeprägten Phase abgeschlossenen postembryonalen Wachstums, dem hohen Stoffwechsel in den sich rasch aufbauenden Organen — durch sehr intensive Leberblutbildung überbrückt. Diese besitzt also ausgesprochen transitorische Funktion und darf als sekundäres, für die extremen Nesthocker bezeichnendes Merkmal angesehen werden. Eine solche Zuordnung ist rein statisch. Sie beruht auf vergleichend histologischer Untersuchung, nicht auf der mehr physiologischen Prüfung der Eingliederung der Lebererythropoiese in den Aufbaustoffwechsel. Bei Möwe, Wellensittich und Taube tritt die Lebererythropoiese neben gleichzeitiger Blutbildung in Dottersack oder Knochenmark auf. Hier fehlt ihr also eine eigentliche Überbrückungsfunktion.

Von der Dauer der Brutzeit unabhängige, etwa um den 14. Embryonaltag beginnende Erythropoiese im Knochenmark erscheint als primär gegenüber dem sekundären, auf den Schlüpftag abgestimmten Anfang bei den verschiedenen Nesthockern — sei dieser nun sehr früh wie bei den Passeres oder sehr spät wie beim Alpensegler und Wellensittich.

Unabhängig von der Brutzeit und unabhängig vom Funktionsbeginn des definitiven Marks beginnt bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme des Alpenseglers die Markhöhlenbildung zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag. Beides weist auf die primäre evolutive Wertigkeit dieser Erscheinung.

Fassen wir zusammen welche Erscheinungen als primär, welche als sekundär gelten müssen:

1) Primär

a) Lange Dottersackerythropoiese bis zum 22./24. Entwicklungstag.
b) Von der Brutdauer unabhängiger Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den 14./15. Entwicklungstag.
c) Unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarks.
d) Fehlende Lebererythropoiese.

2) Sekundär

a) Kurze Dottersackerythropoiese, die zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag endet.
b) Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den Schlüpftag.
c) Keine unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
d) Transitorische Lebererythropoiese.

Bei den untersuchten Arten treten teils nur primäre, teils nur sekundäre, teils beiderlei Züge der Erythropoiese vereint auf:

Die Blutbildung von Huhn, Ente und Gans erscheint als rein primär. Sie deckt sich in der Hauptsache mit derjeningen des untersuchten Reptils.

Galli und *Anseres* steht die Möwe nahe mit primärer langer Dottersackhämopoiese, die unmittelbar durch das zeitlich unabhängig vom Schlüpftag einsetzende rote Mark abgelöst wird. *Larus* leitet durch leichte sekundäre Lebererythropoiese über zu den eigentlichen Nesthockern.

Wellensittich und Taube besitzen in primärer langer Dottersackhämopoiese, die unmittelbar vom Knochenmark abgelöst wird primäre Merkmale vereint mit sekundären, wie Lebererythropoiese und um den Schlüpftag einsetzende Blutbildung im Knochenmark.

Die primäre lange Dottersackhämopoiese des Alpenseglers wird nicht unmittelbar von der des Knochenmarkes abgelöst. Das trennt ihn von Wellensittich und Taube einerseits, den Passeres andrerseits.

Letztere zeigen mit transitorischer Lebererythropoiese und frühem Ende der Dottersackhämopoiese, sowie früh um den Schlüpftag einsetzendem roten Mark ausgeprägten sekundären Blutbildungscharakter.

In dieser Zusammenstellung fallen zunächst die beiden extremen Gruppen auf: Rein primäre Züge charakterisieren die reinen Nestflüchter, nur sekundäre Züge die extremen Nesthocker (Tab. X).

PRIMÄR	Gallus	Anseres	Larus	Columba	Melopsitt.	Apus	Passeres	SEKUNDÄR
								Transitorische Lebererythropoese
								Kurze Dottersackerythrop.
								Keine direkte Ablösg. D'sack/K'mark
								K'markery. beginnt um d. Schlüpftag
								Lebererythropoese vorhanden
Lange Dottersackerythrop.								
Direkte Ablösung D'sack/K'mark								
K'markery. beginnt vor d. Schlüpftag								
Lebererythrop fehlt								

Tabelle X

Über die Einordnung dieser Gruppen, also *Galli*, *Anseres* und *Passeres* herrscht relative Klarheit. Die Stellung der übrigen untersuchten Arten ist umstrittener. Sie alle vereinen auf unterschiedliche Weise primäre und sekundäre Merkmale der Blutbildung. Die Lebererythropoiese tritt bei ihnen in wechselnder Dauer und Stärke auf. Ihre zeitliche Eingliederung schliesst eine unmittelbare transitorische Funktion wie bei den Passeres aus. Blutbildung im Knochenmark setzt bei der Möve unabhängig, bei Wellensittich, Alpensegler und Taube abhängig von der Brutdauer ein. Sie löst bei Taube, Wellensittich und Möve die Hämopoiese im Dottersack unmittelbar ab, bei *Apus* hingegen nicht. Die lange Dauer der Dottersackhämopoiese bis zum 22./24. Entwicklungstag stimmt bei allen vier Arten überein. Sie kann bei Taube, Wellensittich und Möwe als primär gewertet werden. Bei *Apus* bleibt vorerst fraglich, was bei ihm ursprüngliche lange Dauer, was sekundäre Entwicklungsverzögerung ist.

Die Vielfalt, in der stammesgeschichtlich alte und jüngere Züge der Blutbildung bei Möwe, Alpensegler, Wellensittich und Taube

vereinigt sind, spricht dafür, dass die Verkürzung der Brutzeit als ein Mosaik vieler Vorgänge gedacht werden muss. Unterschiedlich ineinandergreifend haben sie in vielen Evolutionslinien zu den heutigen Nesthockern geführt.

IV. EINORDNUNG DER ERYTHROPOIETISCHEN VORGÄNGE IN EIN ALLGEMEINES BILD DER VOGELONTOGENESE.

Wenn wir versuchen die hämopoietischen Vorgänge in ein allgemeines Bild der Vogelontogenese einzugliedern, so drängt es sich auf, die Entwicklungserscheinungen in zwei grosse Gruppen zu ordnen:

1) Eigenschaften und Funktionen deren Ausbildung durch die Brutdauer, bzw. die Dauer von Präjuvenil- — und Juvenilzeit bestimmt werden. Diese Erscheinungen treten also absolut gerechnet in sehr verschiedenem Entwicklungsalter auf — relativ betrachtet dagegen stets im gleichen Abschnitt der Brutzeit. Ein Teil von ihnen steht in klar erfassbarer, funktioneller Beziehung zu Anforderungen des Milieuwechsels beim Schlüpfen.

2) Erscheinungen die bei Nesthockern und Nestflüchtern zum absolut gleichen Zeitpunkt der Entwicklung auftreten. Sie erweisen sich einheitlich als primär.

Ad 1) Der Abbau und Umbau der Urniere zum Nebenhoden oder Nebenovar verläuft mit langer oder kurzer Brutzeit koordiniert. Das Maximum der Urnierenfunktion liegt bei allen untersuchten Formen im dritten Viertel der Brutzeit (Stampfli 1950). Das Blutbild (Sandreuter 1948) zeigt bei Huhn und Star gleicherweise in der ersten postembryonalen Woche eine starke Vermehrung der unreifen Erythrocyten und zwischen dem 5. und 10. Postembryonaltag Leukocytenkreuzung (Neutrophile gegen Lymphocyten). Das frühe Ende der Dottersackerythropoiese und die früh beginnende Tätigkeit des roten Markes der Passeres sind auf den Schlüpftag abgestimmt, ebenso wie die spät einsetzende Knochenmarksery-

thropoiese von Alpensegler, Wellensittich und Taube. Bei all diesen Erscheinungen verlangt meist die Entscheidung, ob es sich um primäre oder sekundäre Merkmale handelt die genaueste Prüfung. So konnte WEBER aufzeigen (1950), dass epithelialer Nasenverschluss und Eizahn primär, Augen und Ohrenverschluss dagegen sekundär sind, wie die meisten transitorischen Phänomene: Schnabelwulst und Sperrachenfärbung (WACKERNAGEL 1954), Versenkung der Federanlagen (GERBER 1939 und BURCKHARDT 1954), Funktionsanpassungen des Enddarmes und der Kloake und die Lebererythropoiese.

Ad 2) Um den 12. bis 14. Entwicklungstag erfolgt die Differenzierung der Hauptkerngebiete des Vorderhirns (HAEFELFINGER 1958), um den 11. Entwicklungstag beginnt die Markscheidenentwicklung (SCHIFFERLI 1948). Die volle Anlagenzahl der ersten Federfolge ist bei Nesthockern und Nestflüchtern gleichzeitig erreicht (GERBER 1939 und BURCKHARDT 1954). Die endgültige Schlingenbildung des Darms erfolgt um den 14. Entwicklungstag (JOOS 1942). Auch die Anlage der Drüsenschicht des Magens (JOOS 1952) und die Übergabe der Funktion des Mesonephros an den Metanephros (STAMPFLI 1950) ist bei verschiedenen Formen zur gleichen Zeit nachgewiesen worden. Bei Star und Huhn treten die entsprechenden Leukocytenarten am gleichen Tag zum ersten Mal im Blut auf: Neutrophile, Eosinophile, Basophile und Lymphocyten am 13./14. Entwicklungstag, Monocyten am 18. Entwicklungstag und Plasmazellen am 41. Entwicklungstag (SANDREUTER 1948). Die Markhöhlenbildung beginnt im Femur zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag.

Die Zuordnung einer Entwicklungserscheinung zur ersten oder zweiten Gruppe ist nur bei ihrer sehr genauen Abgrenzung möglich. Das sei am Beispiel des Dottersackes erläutert: Das Einziehen des Dottersackes ist eindeutig dem Schlüpftag zugeordnet — zählt also zu Gruppe 1). Seine bis zum 22./24. Entwicklungstag dauernde hämopoietische Funktion ist insgesamt sicher unabhängig vom Schlüpfzeitpunkt, zählt somit zu Gruppe 2). Liegen Schlüpfdatum und primäres Ende der erythropoietischen Funktion nahe beieinander, so beeinflussen sie sich (*Gallus* und *Larus*). Über das Ende der ernährenden Funktion wissen wir, dass es unabhängig vom Zeitpunkt des Einziehens und von der Dauer der Hämopoiese ist. Es handelt sich hier also um drei ganz

getrennt voneinander zu betrachtende und bewertende Erscheinungen.

Ich glaube, dass mit den Phänomenen der zweiten Gruppe, in ihrem Entwicklungsablauf relativ wenig wandelbare, stammesgeschichtlich alte Merkmale erfasst sind, die auf jeden Fall einen ganz bestimmten Zeitraum zur Ausbildung benötigen. Ein Teil von ihnen erreicht bei allen Vögeln um den 12. bis 14. Entwicklungstag einen charakteristischen, ähnlichen Ausbildungsgrad. Erst wenn dieser vorhanden ist, können zeitliche Entwicklungsverschiebungen und transitorische Funktionen Bedeutung erlangen und wirksam werden. Die kürzesten bekannten Brutzeiten von 11 bis 12 Tagen entsprechen diesem Termin. Die Reifungserscheinungen vom 12. bis 14. Entwicklungstag setzen also evolutiven, den Schlüpftermin betreffenden Vorgängen — deren Auswirkungen wir als transitorische Bildungen und zeitliche Entwicklungsverschiebungen beobachten — eine untere Zeitgrenze. Wenn wir von einem Stadium „potentieller Schlüpfreife“ sprechen (vgl. Portmann 1959, 1961, Haefelfinger 1958, Joos 1942 und 1952), so müssen wir dabei stets im Auge behalten, dass diese Bezeichnung lediglich den Zustand einer Merkmalsgruppe meint, und dass ein sehr kompliziertes (u. a. Betreuung durch den Altvogel) bzw. langes Geschehen notwendig ist, um die „Reife“ für den ganzen Organismus zu verwirklichen.

Zur Lösung der Frage ob und wie Erscheinungen der Hämopoiese evolutiv zu bewerten sind, bewährt es sich also, den Zeitpunkt ihres Auftretens vergleichend sehr genau zu beachten. Phänomene der Ontogenese, die bei Vertretern mit extrem verschiedener Entwicklungsart und -dauer gleichzeitig reifen, dürfen allgemein als stammesgeschichtlich alt angesprochen werden. Bei Erscheinungen deren Ausbildung durch die Ontogenesedauer bestimmt wird, verlangt die Entscheidung ob sie primär oder sekundär seien, stets eine sehr genaue Einzelprüfung. Das unterschiedliche Zusammenspiel von primären und sekundären Zügen der Ontogenese lässt auf die phylogenetischen Zusammenhänge der Arten und Gruppen schliessen. Vorerst freilich nur soweit, dass wir sagen können: Die unterschiedliche Weise, auf welche die untersuchten Nesthocker primäre und sekundäre Erscheinungen der Erythropoiese vereinen, bestätigt die Meinung, dass sie in vielen Evolutionslinien entstanden sind. Die Frage nach dem „Wie“ im Sinne

von Praecedensfeststellungen (Edinger, Portmann) bleibt völlig offen. Wie weit diese Frage für das ganze Phänomen der Hämopoiese zu stellen ist — und einer Lösung nähergebracht werden kann, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

ZUSAMMENFASSUNG

I. Die Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark wird bei Nesthockern und Nestflüchtern mit unterschiedlicher Brutdauer bis ans Ende der ersten postembryonalen Woche geprüft. Sechs Arten der *Passeres*, *Apus*, *Melopsittacus* und *Columba* werden als Vertreter der Nesthocker untersucht — *Larus*, zwei *Anatiden*, *Gallus* und *Lacerta* als Vertreter der Nestflüchter.

II. Die Blutbildung im Dottersack endet bei *Lacerta* und den *Anatiden* 3 bis 8 Tage vor dem Schlüpfen, bei den *Passeres*, *Larus*, *Apus* und *Gallus* um den Schlüpftag. Sie bleibt bei *Melopsittacus* und *Columba* mindestens eine Woche nach dem Schlüpfen voll erhalten.

III. Rote Blutbildung findet sich in der Leber der *Passeres*, von *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* und andeutungsweise bei *Larus*. Sie fehlt den *Anatiden*, *Gallus* und *Lacerta*.

IV. Bei *Lacerta*, *Gallus*, *Anatiden*, *Larus*, *Melopsittacus* und *Columba* wird die Dottersackhämopoiese unmittelbar durch die des Knochenmarkes abgelöst. Bei den *Passeres* überbrückt die Lebererythropoiese die Lücke zwischen Dottersack- und Knochenmarksblutbildung. *Apus* zeigt abweichendes Verhalten.

V. Die Tätigkeit des roten Markes im Femur beginnt bei den *Passeres*, *Melopsittacus*, *Apus* und *Columba* um den Schlüpftag, — bei *Lacerta*, *Gallus*, *Anatiden* und *Larus* lange vor dem Schlüpftag am 14. Embryonaltag.

Die erste Knorpelauflösung in der Diaphyse des Femurs erfolgt bei allen untersuchten Arten ausser *Apus* zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag.

VI. In der Diskussion wird versucht stammesgeschichtlich ältere, primäre von stammesgeschichtlich jüngeren, sekundären Zügen der Erythropoiese zu sondern. Dabei fällt eine Gruppe von Entwicklungserscheinungen auf, die bei Nesthockern und Nest-

flüchtern gleichzeitig reifen. Ein wichtiger Teil dieser, stammesgeschichtlich wohl sehr alten Phänomene, tritt um den 12. bis 14. Embryonaltag auf.

Extreme Nestflüchter besitzen nur primären Blutbildungsmodus während die *Passeres* die meisten sekundären Merkmale aufweisen. Die übrigen Nesthocker vereinen in unterschiedlicher Weise alte und neuere Züge. Das bestärkt die Einsicht, dass die heutigen Ontogenesetypen in vielen Evolutionslinien entstanden sind.

RÉSUMÉ

I. L'auteur étudie la formation des érythrocytes au cours de l'ontogénèse des oiseaux en comparant des nidicoles et des nidifuges de durée d'incubation différente. L'examen comprend la période embryonnaire et la première semaine de la période postembryonnaire. Le groupe des nidicoles embrasse six espèces de Passeraux, *Apus*, *Melopsittacus* et *Columba*, — celui des nidifuges: *Larus*, deux Anatidés et *Gallus*, plus un reptile, *Lacerta*. Le foie, la rate, le sac vitellin et la moelle osseuse sont étudiés comme organes hématopoïétiques.

II. La formation embryonnaire des érythrocytes dans le sac vitellin est terminée chez *Lacerta* et les Anatidés 3 à 8 jours avant l'éclosion; elle est achevée le jour même de l'éclosion chez les Passeraux, *Larus*, *Apus* et *Gallus*. Chez *Melopsittacus* et *Columba* cette activité est maintenue au moins pendant une semaine après la période embryonnaire.

III. L'érythropoïèse hépatique existe chez les Passeraux, chez *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* et à l'état de traces chez *Larus*. Elle est absente chez *Lacerta*, *Gallus* et les Anatidés.

IV. Chez *Lacerta*, *Gallus*, *Larus*, *Melopsittacus*, *Columba* et les Anatidés, l'érythropoïèse du sac vitellin est immédiatement suivie par celle de la moelle osseuse. Chez les Passeraux par contre, c'est l'érythropoïèse du foie embryonnaire qui fait la transition entre la formation du sang du sac vitellin et celle dans la moelle. *Apus* présente un cas particulier.

V. L'activité de la moelle osseuse rouge dans le fémur commence bien avant le 14e jour embryonnaire chez *Lacerta*, *Gallus*, *Larus* et

les Anatidés, chez les Passeraux ainsi que chez *Melopsittacus*, *Apus* et *Columba* elle débute, à peu près, à l'éclosion.

Chez toutes les espèces examinées (à l'exception d'*Apus)* la première dissolution du cartilage dans la diaphyse fémorale commence entre le 9e et le 13e jour de développement.

VI. L'analyse permet de séparer des caractères archaïques, primaires de l'érythropoïèse et à leur opposer des traits phylogénétiquement secondaires, plus récents. Un groupe important des traits primitifs apparaît autour du 12e au 14e jour embryonnaire.

Les nidifuges extrêmes ne possèdent que les traits primitifs de l'érythropoïèse, tandis que les Passeraux présentent un maximum de traits évolués. Les autres nidicoles groupent, de façon variée, des caractères archaïques et des caractères évolués. Notre analyse est en faveur de l'hypothèse que les formes actuelles de l'ontogénèse des oiseaux sont le résultat de lignes évolutives multiples.

SUMMARY

I. This paper deals with the formation of erythrocytes in birds up to the end of the first postembryonic week. Liver, spleen, yolk sac and bone marrow have been examined. Nidifugous and nidicolous birds with different incubation periods are compared: Nidicolous types such as Passeres, *Apus*, *Melopsittacus* and *Columba*; nidifugous birds such as *Larus*, two Anatidae, *Gallus*. *Lacerta* as a reptile.

II. In *Lacerta* and the Anatidae hematopoiesis goes on up to the 3rd-8th day before hatching. In Passeres, *Larus*, *Apus* and *Gallus* it ends around the time of hatching. In *Melopsittacus* and *Columba* hematopoiesis is still found during the first postembryonic week.

III. Passeres, *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* and *Larus* (to a lesser degree) show erythropoiesis in the liver, while it does not occur there in the Anatidae, *Gallus* and *Lacerta*.

IV. In *Lacerta*, *Gallus*, Anatidae, *Larus*, *Melopsittacus* and *Columba* hematopoiesis in the yolk sac is immediately followed by erythropoiesis in the bone-marrow. In the Passeres, however,

hepatic erythropoiesis fills the gap between hematopoiesis in the yolk sac and the bone marrow. *Apus* is different.

V. In Passeres, *Melopsittacus*, *Apus* and *Columba* the activity of the red bone-marrow in the femur begins around the time of hatching, in *Lacerta*, *Gallus*, the Anatidae and *Larus* much earlier, namely around the 14th embryonic day.

In all species except *Apus* dissociation of the cartilage in the diaphysis starts between the 9th and 13th day of development.

VI. This analysis makes it possible to distinguish archaic, primary features from phylogenetically younger, secondary features. It is striking that certain phenomena appear synchronously in nidicolous and nidifugous birds. An important part of these, probably phylogenetically old features, appear around the 12th to 14th embryonic day.

Extreme nidifugous species show only the primary mode of erythropoiesis whereas the Passeres exhibit most of the secondary features. The rest of the nidicolous birds combine both archaic and evolved features in different ways. Our analysis favours the hypothesis that the present forms of bird ontogenesis result from distinct evolutionary lines.

ABKÜRZUNGEN

Hbl	Hämoblast	hL	helle Leberzelle
Hblm	Hämoblastenmitose	dL	dunkle Leberzelle
Pebl	Proerythroblast	Lk	Leberzellkern
Ebl	Erythroblast	De	Dotterentoderm
Pe	Proerythrocyt	Ds	Dotterschollen
E	Erythrocyt	Spl	Splanchnopleura
G	Granulocyt	vE	verquollenes Endothel
nG	neutrophiler Granulocyt	Eng	verquollenes Endothel mit Granulocyten
My	Myelocyt		
nMy	neutrophiler Myelocyt	aK	arterielle Kapillare
nPmy	neutrophiler Promyelocyt	vK	venöse Kapillare
Ph	Phagozyt	eT	Embryonaltag
Ms	Mesenchymzelle	peT	Postembryonaltag

TABELLEN I-VI.

Die Ziffern der Abzisse bedeuten die Anzahl der Entwicklungstage. Der senkrecht schwarz markierte Tag ist der Schlüpftag.

Fein gestreift	=	Femurerythropoiese
Punktiert	=	Dottersackerythropoiese
Schwarz	=	Lebererythropoiese
Breit gestreift	=	Milzerythropoiese

LITERATURVERZEICHNIS

Burckhardt, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker.* Rev. Suisse Zool. 61.

Cwilich, R. 1960. *Zur Kenntnis der Vorgänge im Dottersack der Ringelnatter.* Verh. d. Naturf. Ges. in Basel, 71.

Dantschakoff, W. 1908. *Die erste Entstehung der Blutzellen beim Huhn und der Dottersack als Blutbildendes Organ.* Anat. Hefte 37.

— 1909. *Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln.* Arch. f. mikr. Anat. 73.

— 1916. *Ueber die Enstehung des Blutes in den Blutbildungsorganen (Area vasculosa, Dottersackanhänge, Knochenmark, Thymus, Milz und lockeres Bindegewebe) bei Tropidonotus natrix.* Arch. mikr. Anat. 87.

— 1917. *The Position of Respiratory Vascular Net in the Allantois of the Chick.* Amer. Journ. of Anat. 21.

Gerber, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. Suisse Zool. 46.

Haefelfinger, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln.* Basel, Helbing und Lichtenhahn.

Haff, R. 1914. *Bindegewebs- und Blutbildungsprozesse in der embryonalen Leber des Huhnes.* Arch. mikr. Anat. 84.

Joos, Ch. 1942. *Vergleichende Ontogenese des Darmtractus von Melopsittacus undulatus.* Verh. Nat. Ges. Basel 53.

— 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln.* Rev. Suisse Zool. 59.

Kingsbury Janet and others. 1956. *The Development of the liver of the Chick.* Anat. Record 124.

Kitaeva, O. N. 1939. *Breed determined differences in blood indices of fowls.* C. r. d. l'Acad. des Sciences de l'URSS 25.

Klima, M. 1957. *Entwicklungsverlauf der Bursa Fabricii.* Acta Soc. Zool. Bohemoslovenicae.

— 1958. *Beitrag zur Morphologie der Bursa Fabricii der Vögel.* Sylvia (Universität Prag).

Maximow, A. 1927. *Hdbch. d. mikr. Anat. d. Menschen*, 2, I.

Mjassojedoff, S. W. 1926. *Die Zellformen des Bindegewebes und des Blutes und die Blutbildung beim erwachsenen Huhn.* Folia Haematol. 32, IV.

Portmann, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biother. 1.

— 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse Zool. 45.

— 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern.* Rev. Suisse Zool. 46.

PORTMANN, A. 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. Suisse Zool. 49.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta XI Congr. Int. Orn. 1954.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode von 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich 104.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Mediz. Grundlagenforschung 4.

SANDREUTER, A. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Blutbild in der Ontogenese von Haushuhn und Star.* Acta Anat. XI.

SCHIFFERLI, A. 1948. *Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star.* Rev. Suisse Zool. 55.

SCHMEKEL, L. 1960. *Daten über das Gewicht des Vogeldottersackes vom Schlüpftag bis zum Schwinden.* Rev. Suisse Zool. 68.

STAMPFLI, H. R. 1950. *Histologische Studien am Wollf'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar.* Rev. Suisse Zool. 57.

WACKERNAGEL, H. 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris).* Rev. Suisse Zool. 61.

WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode von Amnioten.* Rev. Suisse Zool. 57.